

Monsieur G. Dauchez

5.293

P 30970

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

(1879) 5

# LA FLEUR

ET

## LE DIAGRAMME DES ORCHIDÉES

### THÈSE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE  
DE PARIS

le mars 1879

Pour obtenir le diplôme de Pharmacien de 1<sup>re</sup> classe.

PAR R. GÉRARD

Licencié ès-sciences,  
Préparateur à l'École de Pharmacie de Paris



PARIS

A. PARENT, IMPRIMEUR DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS.

31, RUE MONSIEUR-LE-PRINCE, 31.

1879



P. 5.293 (1879) 5

ECOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

---

# LA FLEUR

ET

## LE DIAGRAMME DES ORCHIDÉES

---

### THÈSE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE  
DE PARIS

*le mars 1879*

Pour obtenir le diplôme de Pharmacien de 1<sup>re</sup> classe.

PAR R. GÉRARD

Licencié ès-sciences,  
Préparateur à l'École de Pharmacie de Paris



---

PARIS

A. PARENT, IMPRIMEUR DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS.  
31, RUE MONSIEUR-LE-PRINCE, 31.

1879

# ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

---

MM. CHATIN, Directeur.  
BUSSY, Directeur honoraire.

---

## ADMINISTRATEURS.

MM. CHATIN, directeur.  
LE ROUX, professeur.  
BOURGOIN, professeur.

## PROFESSEURS.

MM. CHATIN.....	Botanique.
A. MILNE-EDWARDS.....	Zoologie.
PLANCHON.....	Histoire naturelle des médicaments.
BOUIS.....	Toxicologie.
BAUDRIMONT.....	Pharmacie chimique.
RICHE.....	Chimie inorganique.
LE ROUX.....	Physique.
JUNGFLEISCH.....	Chimie organique.
BOURGOIN.....	Pharmacie galénique.

## PROFESSEURS DÉLÉGUÉS

DE LA

FACULTÉ DE MÉDECINE

MM. BOUCHARDAT.  
GAVARRET.

## CHARGÉS DE COURS

MM. PERSONNE, Chimie analytique.  
BOUCHARDAT, Hydrologie et Minéralogie.  
MARCHAND, Cryptogamie.

---

PROFESSEUR HONORAIRE : M. BERTHELOT.

---

## AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. G. BOUCHARDAT.  
J. CHATIN.

|| M. MARCHAND.

M. CHAPELLE, *Secrétaire.*

A M. CHATIN

Membre de l'Institut et de l'Académie de médecine,  
Directeur de l'École supérieure de pharmacie de Paris.

Hommage de respect et de reconnaissance  
de son élève tout dévoué.

A MA CHÈRE GRAND'MÈRE

Mme Vve FAUCOMPRÉ-DELESPAUL

Témoignage de mon profond attachement.



# LA FLEUR

ET

## LE DIAGRAMME DES ORCHIDÉES

---

### INTRODUCTION.



Ce travail est divisé en deux parties :

Dans la première, j'ai rassemblé tous les faits généraux connus sur la composition de la fleur des Orchidées.

Pour mener cette œuvre à bonne fin, j'ai dû en emprunter en majeure partie les matériaux à des devanciers parfois du plus grand mérite, comme Richard, Robert Brown, Lindley, etc. Dans cet exposé, où trop peu d'observations me sont personnelles, non-seulement j'ai donné les caractères extérieurs de ces fleurs, mais je fais aussi connaître l'organogénie de leurs différents membres d'après les travaux de M. Charles Darwin, H. G. Reichenbach et Th. Wollf après lesquels il restait bien peu à glaner.

J'ai pris chaque organe à sa naissance et en ai fait une description aussi complète que possible montrant toutes les modifications qu'il subit, toutes les configurations qu'il prend. Les

descriptions ont été faites autant que possible sur des échantillons frais, chaque fois qu'il m'a été permis de répéter les travaux organogéniques je n'en ai pas laissé échapper l'occasion; en un mot je me suis efforcé de n'avancer que des faits de la plus rigoureuse exactitude.

En raison du grand nombre d'écrits dans lesquels ces matières étaient dispersées, leur connaissance demandait un temps fort long et leur contrôle était parfois rendu impossible par la difficulté de se procurer tous les échantillons voulus. J'espère que ce travail aura cependant quelque utilité en évitant dorénavant de longues recherches bibliographiques.

Mes recherches anatomiques m'ayant fait douter de l'exactitude du diagramme considéré comme le diagramme type des Orchidées par la plupart des auteurs, j'ai cru devoir, pour acquérir une certitude à cet égard, étendre mes recherches à un nombre suffisant de plantes de cette famille. Les résultats que j'ai obtenus, la description du procédé d'investigation et l'historique des hypothèses émises jusqu'à ce jour sur la composition des Orchidées constituent le fond de la deuxième partie où je fais du reste connaître quelques résultats nouveaux.

Je saisis avec empressement l'occasion qui m'est offerte en publiant ce premier travail d'exprimer à MM. Duchartre et Chatin, mes maîtres, toute ma gratitude pour les savantes leçons et les excellents conseils qu'ils ont toujours bien voulu me prodiguer.

---



## PREMIÈRE PARTIE

---

### DESCRIPTION DE LA FLEUR.

L'*inflorescence* chez les Orchidées est le plus généralement indéfinie. Le type qui se présente le plus souvent est la grappe feuillée, mais on trouve fréquemment encore la disposition en épi (*Orchis*) en panicule (*Oncidium*), plus rarement en corymbe (*Orchis globosa*). Dans quelque cas, l'inflorescence est définie (*Orchis simia*); elle est terminale chez les *Cypripedium*. Un cas singulier est celui des *Pleurothallis* dont l'inflorescence prend naissance sur la surface d'une feuille.

Les bractées qui accompagnent toujours ces fleurs, sessiles ou pédonculées, prennent plus ou moins de développement selon les genres, mais sont parfois rudimentaires (*Oncidium*).

La sécrétion de nectar par les bractées de quelques Orchidées a été signalée par différents auteurs (Tréviranus, Sprengel, F. Muller, Kurr, Rodgers)(1).

La disposition des fleurs a été étudiée dans quelques genres par M. Wydler (2). Cet auteur a montré que cette disposition n'était

(1) Darwin. Fécondation des Orchidées par les insectes. Traduction Rérolle, p. 266.

(2) Wydler in Berner Mittheilungen, 1871. Les cycles  $2/5$  et  $3/8$  ont été rencontrés chez les *Cephalanthera* et *Epipactis*;  $3/8$  et  $5/13$  chez les *Orchis ustulata* et *incarnata*, *Neottia nigrifolia*;  $3/8$  *Orchis latifolia* et *morio*;  $13/34$  *Orchis globosa*;  $5/13$  *Orchis fusca*;  $8/2$  *Gymnadenia conopsea*.

pas toujours constante non-seulement dans certains genres mais même dans certaines espèces.

LE PÉRIANTHE le plus souvent irrégulier, très-souvent subrégulier (*Uropedium*) ou régulier (*Hesixea*, *Isochilus*, *Macdonaldia*, *Paxtonia*, *Thelymitra*), surmonte l'ovaire.

Il se compose de six pièces disposées sur deux rangs. Ces pièces sont tantôt herbacées, tantôt pétaloïdes. Dans quelques cas rares on trouve un troisième verticille placé plus extérieurement et composé de pièces peu développées et en nombre variable (trois chez les *Vanilla* et *Epistephium*, deux chez le *Bulbophyllum bracteoleum*).

La présence de ce troisième verticille a donné naissance à différentes hypothèses sur la nature des pièces du verticille interne. Ces hypothèses abandonnées aujourd'hui attribuaient à la majorité des Orchidées un seul verticille au périanthe (les *Epistephium*, *Vanilla* et *Bulbophyllum* seuls en possédaient deux) ; les pièces qui composent ce que nous regardons comme le second verticille seraient formées par des étamines pétalisées. Tous les travaux récents réfutent ces hypothèses sur lesquelles j'aurai du reste à revenir plus loin. Depuis longtemps déjà M. Brongniart regarde les pièces extraordinaires des *Vanilla*, etc., comme formant un calycode analogue à celui des Santalacées, enfin on a signalé assez souvent la présence de trois verticilles chez des Monocotylédones dont l'androcée était au complet pour que l'on puisse admettre quelques cas de ce genre chez les Orchidées, sans avoir besoin d'avoir recours à des hypothèses peu probables ou hasardées.

Différents auteurs (1) ont trouvé exceptionnellement des fleurs dimères chez les *Orchis latifolia*, *Ophrys myodes et aranifera*, *Neottia nidus avis*, *Cypripedium candidum*; tétramères chez l'*Ophrys palustris*, etc. Ces cas ne présentent d'intérêt qu'au point de vue de la tératologie.

La préfloraison est imbriquée.

(1) Seubert. *Linnaea*, 1842.

Les pièces le plus souvent membraneuses sont quelquefois charnues ; leur irrégularité donne à ces fleurs des aspects très-différents. Cette diversité dans la forme jointe aux brillantes colorations et aux dimensions considérables (*Uropedium Lindenii* dont les pièces atteignent jusqu'à cinquante centimètres de longueur) qu'elles acquièrent parfois, leur donnent des caractères qui les font rechercher comme plantes d'ornement.

Elles sécrètent en grande abondance des matières odorantes le plus souvent extrêmement suaves et qui frappent l'odorat d'une façon particulière dès que l'on pénètre dans un endroit où l'on cultive des Orchidées ; mais quelquefois aussi elles répandent une odeur fort désagréable et presque infecte (*Loroglossum hircinum*).

Tantôt le périanthe largement ouvert laisse facilement apercevoir les organes reproducteurs, ailleurs ses pièces dressées et quelquefois conniventes cachent ces parties et même chez le *Masdevallia fenestrata* les sépales soudés sur la plus grande partie de leur parcours empêchent complètement l'ouverture de la fleur.

Toujours marcescent le périanthe n'est caduc que chez les *Vanilla* où il est articulé.

Le *Calyce* est typiquement formé de trois pièces : une impaire, médiane, inférieure, nommée *Casque* ou *Galea* par L.-C. Richard (1), et deux latérales, symétriques, supérieures, appelées *Ailes* ou *Alæ* par le même auteur.

D'après Payer (2), les ailes se formeraient les premières dans le bouton, le casque n'apparaîtrait qu'après elles.

Assez souvent ces trois pièces sont dissemblables ; l'impaire prend plus de développement que les deux autres et recouvre en partie les organes de la génération en se recourbant au dessus d'eux, ce qui lui a valu le nom de casque.

Rarement appendiculé le casque est cependant éperonné chez les *Disa* et *Satyrium*. Les ailes le sont chez les *Disperis*.

(1) Dupetit-Thouars. Histoire particulière des plantes Orchidées recueillies aux îles de France, Bourbon et Madagascar. Paris, 1822.

(2) Payer. Organogénie comparée de la fleur, ordre des Orchidées, p. 665.

Gérard.

Chez le *Goodyera discolor* ces derniers organes sont rudimentaires.

Les sépales ordinairement libres contractent quelquefois adhérence entre eux ou avec les pétales ; ils se confondent dans les genres *Diadenium*, *Cryptochilus* et *Masdevallia* ; les ailes se soudent en une pièce médiane chez les *Cypripedium*, *Uropedium*, *Restrepia*, *Bletia*, *Corycium* ; le casque se soude aux pétales latéraux chez l'*Orchis coriophora*.

Un fait singulier se produit dans le genre *Stelis* (*S. racemiflora*) (1), où la fleur primitivement ouverte se referme exactement par redressement et rapprochement des sépales.

La *Corolle* est composée de trois pièces alternant avec celles du calyce : une médiane, impaire, supérieure (*Labelle*) et deux latérales, symétriques, inférieures formant le *Manteau* ou *Pallium* de Richard.

Les pétales sont encore moins souvent semblables entre eux que ne le sont les sépales ; le labelle prend un développement considérable et surpasse de beaucoup en grandeur les autres membres du périanthe.

Dans le bouton les pétales latéraux apparaissent avant le labelle. Ils manquent parfois (*Monomeria* et *Avicaps*) ; ils ressemblent le plus souvent aux ailes ; généralement entiers, ils sont bifides chez les *Disa spatula* et dans le genre *Habenaria* ; ordinairement libres, ils peuvent contracter adhérence soit avec les sépales (*Orchis coriophora*), soit avec les organes reproducteurs (*Gynostème*) comme on peut le voir chez les *Lepanthes*, *Gongora Disa*, etc.

La présence de glandes à leur sommet chez le *Megaclinium falcatum* avait servi de point d'appui pour prouver la nature staminale de ces pièces.

Le *Labelle* est de beaucoup la pièce la plus intéressante du périanthe ; il doit son nom à Jean Bauhin et Ray ; il a aussi reçu celui de *Tablier* et Linné en raison de la sécrétion de matière sucrée dont il est le siège l'avait nommé : *Nectaire*.

(1) Darwin. Loc. cit., p. 165.

Par un mouvement de torsion de 180° que subit l'ovaire et sur lequel je reviendrai bientôt, le labelle se trouve reporté à la partie inférieure de la fleur ; dans cette position fortement déjeté vers le bas il s'étend sous forme d'une lèvre ou d'un tablier d'où lui sont venues ses deux premières appellations.

Il est remarquable par son irrégularité presque constante. Entre le genre *Paxtonia* où il est régulier et le genre *Coryanthes*, où il se présente avec une complication très-grande, on trouve de nombreux intermédiaires qu'on peut d'après Lindley (1) réunir en trois groupes dont les types sont : les *Maxillaria*, *Bletia* et *Cattleya*.

Il est libre le plus souvent. On le voit cependant contracter fréquemment adhérence avec le gynostème (*Epidendrum*, *Preptanthe vestita rubra* etc., etc.)

Cette adhérence est quelquefois très-large ; par contre chez le *Bulbophyllum rhizophoræ* le labelle est si faiblement rattaché au reste de la fleur que le moindre effort suffit pour lui communiquer un long mouvement de balancement.

Son limbe indivis ou partagé (dans ce cas souvent trilobé) est tantôt plan, tantôt conformé en bourse à son extrémité (*Cypripedium*) ou à sa base (*Cephalanthera*) ; quelquefois il est éperonné ; il peut alors présenter soit un (*Orchis*, *Aerides*) soit deux éperons (*Diplocentrum*) ; enfin il est parfois hérissé de tubercules (*Eria*, *Oncidium*, *Zygopetalum*).

Ces bourses, ces éperons sont le siège de la sécrétion de matières sucrées qui attirent les insectes qui semblent jouer un rôle auxiliaire très-grand dans la fécondation de ces plantes. Des tubercules qui se laissent facilement attaquer remplacent la matière sucrée dans les fleurs qui n'en produisent point (2).

Enfin le labelle est irritable dans les genres *Megaclinium* et *Calæna*. Dans ce dernier, au contact d'un insecte, il se relève

1) Lindley. F. Bauer's Illustrations of Orchidaceous plants, edited by Lindley, 1830-1838.

(2) Darwin Op. cit.

brusquement emprisonnant l'animal entre lui et le gynostème.

*Torsion de la fleur.* — Le plus souvent la fleur fait un demi-tour sur elle-même de façon que la feuille florale supérieure devienne inférieure et inversement.

Les fleurs qui ont subi ce renversement sont dites en *résupination* ; pour du Petit Thouars, les seules fleurs dans cet état étaient dans leur position normale. Cette connaissance rend compte de l'habitude qu'ont pris les auteurs, pour faciliter le travail, de décrire la fleur renversée : le casque devient alors supérieur ou postérieur, selon la façon d'envisager la disposition de la fleur, le labelle inférieur ou antérieur.

La torsion peut porter entièrement sur le pédoncule (*Angræcum sesquipedale*), ou sur le pédoncule et l'ovaire (*Epipactis latifolia*, *Loroglossum hircinum*), ou sur l'ovaire seul (*Orchis*, etc.), enfin chez le *Mormodes ignea* la torsion se fait même sentir dans le gynostème dont la face ordinairement antérieure devient latérale.

La torsion se fait ordinairement autour de l'axe de la fleur, pourtant chez l'*Angræcum eburneum* elle se fait dans deux plans. L'ovaire et la fleur sont alors fortement déjetés.

La torsion n'existe pas ou est très-peu marquée chez les *Epipogium*, *Sturmia*, *Goodyera*, *Spiranthes*, les deux variétés unisexuées du *Catasetum tridentatum*, certaines Epidendrées ; elle n'est que de 90° chez le *Brassia maculata*. D'après L.-C. Richard, ce cas s'observe beaucoup plus souvent chez les Orchidées exotiques que chez les Orchidées indigènes. En revanche, la fleur fait un tour complet sur elle-même et reprend son orientation normale chez les *Microstylis*, certains *Malaxis* (*M. paludosa*), l'*Angræcum eburneum* ; j'ai également observé ce fait sur quelques fleurs d'un épi de *Cephalanthera ensifolia* dont les autres fleurs n'avaient subi qu'une torsion de 180°.

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer ce fait.

M. Ch. Darwin (1) l'attribue à une accommodation de la plante

(1) Loc. cit., p. 330.

destinée à assurer la fécondation, la torsion pouvant augmenter ou diminuer lorsque la plante se trouve dans des conditions biologiques nouvelles.

Une seconde hypothèse l'explique par un phénomène d'équilibre. Le labelle placé à la partie supérieure entraînant par son poids le reste de la fleur deviendrait inférieur.

Cette action ne peut se produire que chez un nombre très-restrict de plantes chez lesquelles les fleurs seraient placées à l'extrémité de pédoncules assez longs et relativement grêles, et posséderaient un labelle fort étendu. Il se pourrait alors que le poids de la fleur fasse équilibre à la force élastique de son support. C'est ainsi que d'après Eichler (1), les fleurs des *Cypripédiées*, dont l'ovaire est parfaitement droit, se trouveraient renversées.

Mais cette explication n'est pas suffisante pour rendre compte de la torsion chez toutes les autres *Orchidées*, et cela pour plusieurs raisons

Si l'on considère les fleurs du *Loroglossum hircinum* ou celles de l'*Epipactis latifolia*, on peut s'assurer facilement : 1° qu'elles sont supportées par un pédoncule fort grêle; 2° que la torsion a porté également sur le pédoncule et sur l'ovaire qui est relativement très-volumineux. Si la cause invoquée était juste, le pédoncule, dont la résistance est beaucoup moindre que celle des parois de l'ovaire, devrait subir seul la torsion; ce qui n'est pas.

La position dressée des fleurs sessiles des *Orchis*, *Cephalanthera*, chez lesquels la torsion porte entièrement sur l'ovaire suffit pour infirmer cette deuxième hypothèse. On ne peut admettre que cet ovaire, qui n'a pu résister au poids du labelle auquel les autres pièces du périanthe font en partie équilibre, ne se soit affaissé sous son propre poids joint à celui des autres organes de telle façon que la fleur devienne pendante.

Cette idée permettrait, il est vrai, d'expliquer par deux mouvements successifs, et autrement que l'a fait M. Darwin, la torsion de 360° du *Malaxis paludosa* chez lequel le casque est la

(1) Eichler. Bluthendiagramme, art. *Orchidées*.

pièce la plus développée du périanthe. Mais l'in vraisemblance est tellement manifeste dans ce cas qu'il me paraît inutile d'insister plus longtemps.

Dans une troisième hypothèse, le renversement aurait pour cause une influence réciproque des fleurs.

D'après ce que nous avons vu précédemment, les fleurs étant disposées dans des ordres bien définis, subissant toutes les mêmes influences, devraient se contourner toutes du même côté et également. Ce fait ne se vérifie pas. L'examen attentif de plusieurs épis de *Loroglossum hircinum*, *Herminium monorchis*, *Cephalanthera ensifolia*, *Epipactis latifolia*, *Orchis maculata*, m'a montré : 1° que si, le plus généralement, la torsion se faisait de gauche à droite, les cas où elle s'opérait en sens inverse n'étaient pas rares cependant ; 2° que les deux manières d'être s'observaient le plus souvent sur un même épi ; 3° que ces fleurs étaient mêlées sans ordre apparent ; 4° Le *Cephalanthera ensifolia* m'a présenté des fleurs à divers degrés de torsion.

Cette troisième hypothèse tombe donc comme la précédente.

Je suis porté à attribuer cet état à un développement inégal des diverses parties de l'ovaire.

Cette influence produit deux effets dont la combinaison a pour résultat la torsion plus ou moins prononcée de la partie inférieure de la fleur. L'une de ces actions est capitale, elle fournit la force nécessaire à la torsion. Elle est due à l'accroissement inégal des deux parties, interne et externe, de l'ovaire.

On peut en effet s'assurer facilement que chez les fleurs en état de résupination le développement de la partie interne est beaucoup plus lent que celui de la partie externe. Cette portion de l'ovaire est très-faiblement irriguée, parfois même elle ne l'est pas du tout. Les faisceaux manquent complètement dans la substance des placentas, ou s'ils existent, ils ne se présentent qu'à l'état rudimentaire. Ils ne possèdent qu'une, deux ou trois trachées au plus. On ne rencontre généralement qu'un de ces faisceaux dans chaque placenta, rarement deux.

Cette structure entraînera forcément une nutrition difficile et



conséquemment un accroissement plus lent que pour les parties périphériques dans lesquelles sont localisés, pour ainsi dire, les faisceaux fibro-vasculaires toujours bien développés et parfois très-nombreux. Ces phénomènes d'élongation se produisant entre deux points fixes, le sommet et la base de l'ovaire, il faut, pour que l'équilibre s'établisse, que les parties périphériques se courbent de telle façon que l'intervalle qui sépare leurs extrémités égale la longueur des parties internes.

Si toutes les parties périphériques se comportaient de même, cette action amènerait la formation d'un ovaire globuleux, dont les parties externes incurvées ne seraient retenues dans cette position que par la seule résistance des parties internes agissant comme une force puissante dirigée longitudinalement.

Mais les choses ne s'arrêtent pas là ; les portions externes ne prennent pas elles-mêmes un développement égal. La portion postérieure (correspondant au labelle) reste beaucoup plus courte que la portion antérieure. L'examen des côtes qui sillonnent l'ovaire suffit amplement pour démontrer ce fait : on voit en effet le labelle appartenant au cycle interne s'insérer beaucoup plus bas que toutes les autres pièces du périanthe (les faisceaux qui s'y rendent quittent l'axe les premiers), viennent ensuite les sépales, puis les pétales latéraux, enfin le casque. La situation de chacun de ces organes est plus élevée que celle des organes qui le précèdent. Il en résulte un espace notable entre les deux points d'insertion du labelle et du casque, espace correspondant à la différence extrême d'élongation des deux portions, antérieure et postérieure, de l'ovaire.

Ce n'est pas tout encore. Il y a aussi inégalité dans l'accroissement latéral des parties externes. Les côtes antérieures sont plus larges que les côtes postérieures et conséquemment plus résistantes. L'examen direct et mieux une coupe transversale de l'ovaire ne laissent pas de doute sur ce second point.

Par suite de ces deux derniers faits, la tension serait plus forte antérieurement que postérieurement.

Les tensions longitudinales n'étant plus égales, l'équilibre n'a

plus lieu ; la portion antérieure, plus développée et plus fortement tendue s'avancera, comme on l'observe constamment en pareil cas, vers la portion postérieure moins résistante ; cette dernière cédera. Le mouvement de torsion ainsi commencé se continuera jusqu'au moment où la résistance des tissus fera équilibre aux forces qui entrent en jeu.

Selon l'activité et la durée des deux causes dont je viens de démontrer l'existence, la torsion sera plus ou moins accentuée ; ainsi s'expliqueront les divers degrés que l'on observe dans la résupination.

Que le point le moins résistant se trouve à droite ou à gauche, nous verrons la torsion se produire dans un sens ou dans l'autre.

Les faits suivants, concordant avec ces résultats, viennent confirmer ma manière de voir et lui ajouter un nouveau poids : 1° Chez les plantes où l'on n'observe point de renversement et chez celles où il est peu marqué *Cypripedium*, *Maxillaria*, *Epidendrum*, *Serapias*), 1° les placentas présentent plusieurs faisceaux bien constitués ou un seul faisceau correspondant par son volume à l'importance de l'organe ; 2° les côtes sont sensiblement égales.

2° On sait qu'après la fécondation la vie se concentre entièrement dans l'ovaire et plus particulièrement dans la partie centrale pour l'évolution des graines ; or, on voit chez toutes les Orchidées à fleurs renversées la torsion disparaître peu à peu à partir de ce moment, les côtes devenir sensiblement égales, enfin, au moment de la maturation on obtient des fruits symétriques dans lesquels les traces du renversement ont presque totalement disparu.

Je crois avoir montré ainsi d'une façon satisfaisante les causes de la torsion de la fleur de la plupart des Orchidées, j'abandonnerai donc ce sujet pour passer aux organes de la génération.

ORGANES REPRODUCTEURS : *Gynostème*. — Dans la grande majorité des Orchidées le perianthe ne sert d'abri qu'à un corps uni-

que, charnu, allongé, dressé au centre de la fleur. Sa forme et sa direction lui ont fait donner depuis longtemps le nom de *Colonne*. Cet organe fait rarement saillie hors du périanthe.

Sa nature est complexe, il est formé par l'androcé soudé à la partie terminale (style et stigmate) du gynécée, d'où le nom de *Gynostème* (de γυνή, femelle, et στήμα, étamine) par lequel on le désigne le plus souvent et qu'il doit à L.-C. Richard (1), qui le décrit ainsi : « *Corpus ex utroque sexu conferruminatis factum : columna auctorum.* »

Généralement les deux organes sont intimement et entièrement confondus, mais dans quelques cas ils se présentent isolés, tantôt partiellement (Cypripedium et Thelymitra chez lesquels le stigmate est entièrement libre), tantôt totalement (Uropedium, où la soudure n'existe que sur une étendue véritablement insignifiante).

D'après les travaux de Payer (2), les deux organes sont primitivement séparés ; les étamines apparaissent avant les trois mamelons carpellaires. En même temps que la fusion s'opère, le développement de la plupart des étamines s'arrête.

La forme du gynostème est à peu près demi-cylindrique ; sa face plane opposée au labelle appartient à l'organe femelle ; la partie courbe opposée au casque fait partie de l'androcée.

La portion antérieure, moins développée que la portion postérieure, se termine par une surface visqueuse appelée *Gynixus* par Richard, mais qui n'a pas besoin de cette dénomination nouvelle car elle constitue tout simplement le stigmate. Son extrémité se sépare du gynostème et prend la forme d'une lame qui tantôt reste dressée (*Epipactis latifolia*), tantôt s'incline légèrement en avant (*Neottia ovata*), ou enfin, et c'est le cas le plus général, forme un angle de 90° avec la direction de l'organe et recouvre le reste du stigmate d'une sorte de plafond.

(1) L.-C. Richard, De Orchideis Europæis annotationes in : Mémoires du Muséum, t. IV, 1818.

(2) Payer. Loc. cit.  
Gérard.

La partie postérieure se continue directement après cette scission; elle se termine très-différemment selon les cas. Nous reviendrons sur elle en nous occupant de l'organe mâle auquel elle appartient et dont je vais faire immédiatement la description.

*Androcée.* — L'androcée, bien que dans nombre de cas l'inspection extérieure de la fleur ne le laisse pas pressentir, comprend trois étamines : une seule fertile et deux rudimentaires à des degrés divers.

On ne peut citer comme faisant exception à cette règle que les *Cypripedium* qui ont deux étamines fertiles et une seule rudimentaire, les *Uropedium* qui, avec une étamine stérile, ont trois étamines fertiles et l'*Arundina pentandra* qui, d'après M. Reichenbach fils, aurait trois étamines fertiles et deux rudimentaires (1). Tous les autres cas ne doivent être considérés que comme des monstruosités (2).

Dans sa partie inférieure correspondant aux filets, l'androcée est soudé à l'organe femelle, il est libre supérieurement et se présente avec des aspects très-divers propres à cette famille; par cela même ils doivent être décrits avec quelques détails.

Un premier type nous est fourni par les Ophrydées. Dans cette subdivision la portion postérieure du gynostème se continue directement en une masse dans l'intérieur de laquelle sont creusées côte à côte deux cavités dans lesquelles se trouve le pollen et qui constituent les deux loges de l'anthère. Ces cavités s'ouvrent longitudinalement du côté qui regarde le labelle; toujours nettement séparées elles sont souvent fort rapprochées, mais dans quelques cas (*Habenaria*, *Bonatea*) elles sont tellement éloignées que Linné et Haller, regardant chacune d'elles comme une anthère, voulaient que les Orchidées fussent diandres.

Il est plus fréquent que le gynostème se continue au-dessus de

(1) Duchartre. Éléments de botanique, p. 4103, 3<sup>e</sup> édition.

(2) Masters. Vegetable teratology, p. 380.

la portion libre du stigmate (Rostelle, Rich) sous forme d'une lame demi-circulaire limitant une sorte de niche dont le toit manquerait et dont le plancher serait formé en grande partie par le rostelle. Cette cavité porte le nom de *Clinandre* (Rich). Nous n'étudierons pas ses diverses modifications qui du reste ne présentent pas d'intérêt fort grand.

L'unique anthère prend attache sur ce mur tantôt sur sa partie supérieure (la crête pour ainsi dire) tantôt à des hauteurs diverses sur sa paroi interne, mais dans les deux cas elle n'y est rattachée généralement que par un filet court et très-délié, incapable d'en supporter le poids ; perdant alors équilibre elle s'incline dans la cavité du clinandre en tournant autour de son point d'attache comme sur une charnière. Le plus souvent ce mouvement ne cesse que lorsque sa face antérieure rencontre le rostelle sur lequel elle s'appuie. Sa position dépend alors de l'inclinaison du rostelle : elle restera droite chez l'*Epipactis latifolia*, s'inclinera un peu chez le *Neottia ovata*, davantage chez les *Oncidium*, etc., enfin chez les *Epidendrum*, *Cattleya* etc., elle décrira 90° et sa direction sera perpendiculaire sur celle de son filet.

Le genre *Satyrium* forme parmi les Ophrydées une singulière exception ; son anthère largement unié au gynostème au lieu de rester dressée, s'incline vers le casque contrairement à ce que je signalais dans le cas précédent.

L'anthère est encore remarquable par sa forme générale ; le plus souvent elle reste courte et son connectif prenant un développement énorme elle paraît lourde et massive ; s'il m'est permis d'employer cette comparaison, elle semble être aux anthères des autres végétaux ce que sont les produits d'un art naissant aux produits du même art arrivé à son apogée.

Le connectif se prolonge souvent en un appendice qui dépasse parfois la longueur des loges comme dans le genre *Serapias*. Cet appendice se voit presque généralement chez les Orchidées où l'anthère est couchée dans la cavité du clinandre ; il va rejoindre l'extrémité du rostelle et achève de combler cette fossette déjà presque complètement remplie par l'anthère. Cette disposition

caractéristique très-répondue (on la retrouve chez les Epidendrées, Arethusées, quelques Malaxidées et Vandées) a fait donner aux plantes chez lesquelles elle s'observe le nom d'*Orchidées à anthère operculaire*.

*Déhiscence de l'anthère.* — A mesure que nous avançons nous rencontrerons de nouvelles anomalies, et tout doit sembler singulier dans cette famille au botaniste qui en entreprend l'étude.

Chez toutes les Orchidées la déhiscence est longitudinale. L'observation en est facile chez les Ophrydées et les Néottiées; elle l'est beaucoup moins dans les groupes où l'anthère renversée ne présente que sa face postérieure correspondant au connectif, mais on pourra s'en rendre compte facilement en soulevant doucement l'anthère par sa partie supérieure qui avoisine l'extrémité du rostelle.

J'ai trouvé une exception à cette règle chez l'*Aerides odorata* où le mode de déhiscence est analogue à celui que l'on observe chez les Laurinées et Berbéridées.

Dans cette plante la paroi antérieure de chaque loge se sépare partiellement du reste de l'anthère. Les lamelles ainsi formées, largement fixées à la base de cet organe, tournant autour de leur point d'attache livrent passage au pollen en s'abaissant, contrairement à ce que l'on observe dans les deux familles susmentionnées où le même effet se produit par élévation des valves.

On comprendra facilement, en se reportant aux faits exposés plus haut, que même après la déhiscence, dans le cas où l'anthère est operculaire, le pollen tombé sur le plancher du clinandre ne pourra jouer aucun rôle s'il demeure enfermé sous l'anthère renversée. L'étude des premières fleurs venues de nos serres nous montre qu'il passe toujours un certain temps emprisonné ainsi. Mais après l'ouverture des loges, l'anthère ayant joué son rôle physiologique ne tarde pas à se détruire. La désorganisation se fait surtout sentir dans le filet qui déjà très fragile devient par cela moins résistant encore et peut se briser sous la plus faible

influence laissant l'anthère totalement isolée du reste de la plante. Entraînée alors par le vent, l'eau ou les insectes, l'anthère met le pollen en liberté par sa chute.

L'action des insectes est elle-même singulièrement facilitée par la présence de matière glutineuse produite par l'appareil femelle. Le pollen dans sa chute tombe sur cette substance et est fortement retenu par elle. D'un autre côté cette matière se fixe facilement sur les objets avec lesquels elle se trouve en contact. Les insectes se font fréquemment captiver par elle, mais dans leurs efforts pour se délivrer, ils la séparent du végétal, l'entraînent et avec elle le pollen qui y adhère (1).

Nous reviendrons plus loin sur cette matière glutineuse.

Comme je viens de l'établir, ce n'est donc pas seulement la paroi libre de l'anthère qui tombe dans ce cas mais bien l'anthère tout entière. L'observation directe de la partie caduque suffira le plus souvent pour montrer ce fait ; des coupes transversales examinées au microscope ne laisseront aucun doute en montrant outre le connectif, les parois, les cloisons lorsqu'elles auront persisté, les cellules fibreuses, etc., etc.

En résumé il faut noter deux faits bien différents dans la mise en liberté du pollen chez les Orchidées à anthère operculaire : 1° l'ouverture des loges par déhiscence longitudinale ; 2° la chute de l'anthère.

L.-C. Richard (2) et R. Brown (3) avaient assurément l'intention de signaler ces faits lorsqu'ils s'expriment en ces termes. Le premier : « In flore clauso scrutenda est anthera structura ; « quippe quæ ante illius dehiscentiam sæpeque etiam longe « ante debitum ejusdem augmentum reperitur jam dehiscens » et le second en parlant de l'anthère : « Sæpiusque mobilem, operculiformem, deciduam. »

Richard signale en même temps la déhiscence dans le bouton.

(1) Pour plus de détails, voir Ch. Darwin, loc. cit.

(2) De Orchidæis Europæis annotationes.

(3) Prodrômus floræ novæ Hollandiæ.

Ce fait est de la plus rigoureuse exactitude. Il faut s'adresser à des fleurs relativement jeunes pour trouver les anthères closes.

Généralement ces faits sont méconnus.

L'anthèse ne se fait le plus souvent que très-imparfaitement ; l'orifice trop petit ne permet pas tout d'abord la sortie du pollen. Il lui faut attendre le moment où la destruction des parois lui livrera un passage suffisant, à moins toutefois qu'une cause extérieure (l'action d'un insecte) ne vienne le contraindre à sortir des loges avant cette époque. Dans certains cas (Orchis) où la paroi très peu développée en se desséchant rapidement empêche la désorganisation de se produire, la présence d'une influence extérieure semble de toute nécessité pour mettre le pollen en liberté.

Je doute que le renversement des parois ait été signalé dans cette famille.

Cet état d'imperfection tire son origine tantôt de la position de l'anthère, tantôt de sa structure et quelquefois de ces deux causes réunies.

Il est dû à sa position lorsque l'anthère bien conformée est abritée en grande partie par les parois du clinandre. Dans cette situation elle n'offre pas assez de prise à la dessiccation.

M. Chatin (1) par de nombreux exemples pris surtout parmi nos Orchidées indigènes (Ophrydées, Neottiées, Malaxidées, Cypripédiées) a rendu évident l'état de dégradation des parois de l'anthère dans cette famille. Il a montré l'absence presque générale de cellules fibreuses, leur manque total dans certains cas et leur remplacement dans les autres par un petit nombre de cellules présentant des épaississements annulaires peu serrés, incomplets le plus souvent, rarement spiralés.

En raison de la supériorité des Vandées et des Epidendrées, il était intéressant de s'assurer si l'on retrouverait dans la struc-

(1) De l'anthère, recherches sur le développement, la structure, les fonctions de ses tissus.



ture de leur anthère des traces de cette élévation. C'est à ce point de vue seulement que je me permets de joindre aux descriptions de l'anthère des *Oncidium ampliatus* et de l'*Epidendrum patens* données par le savant directeur de l'Ecole de Pharmacie, les résultats que j'ai obtenus en étudiant quelques plantes appartenant à ces tribus.

Les cellules fibreuses qui, d'après M. Chatin, étaient encore représentées chez l'*Oncidium ampliatus* par quelques cellules à épaississements annelés ou spiralés, manquent totalement chez l'*Oncidium volubile* et le *Brassia verrucosa* dont l'anthère est entièrement formée par des cellules à parois minces, sans traces d'épaississements. Chez le *Calanthe veratrifolia* où le connectif est énorme, la paroi est réduite à une seule assise de cellules formant l'épiderme. Chez le *Maxillaria tenuifolia* on observe plusieurs couches de cellules fibreuses imparfaites, les plus développées de ces cellules avoisinent l'épiderme qui présente lui-même çà et là des parties réticulées. Enfin l'anthère du *Vanda suavis* montre de deux à cinq rangées de véritables cellules fibreuses selon la portion de ses parois que l'on examine.

D'après ce que l'on observe chez l'*Epidendrum patens*, décrit par M. Chatin, l'*Epidendrum fragrans* et quelques *Cattleya*, la structure semble plus constante chez les Epidendrées que chez les Vandées, car dans ces différents échantillons les cellules fibreuses se sont constamment présentées en très-grande quantité et parfaitement constituées non-seulement dans les parois, mais aussi dans le connectif et les cloisons. J'en ai compté quatorze rangées superposées chez l'*Epidendrum fragrans* au point où les parois s'insèrent sur le connectif, douze au même point chez un *Cattleya*. Dans tous les cas l'épiderme n'existait que sur le connectif.

Les cloisons qui le plus souvent ont totalement disparu au moment de l'anthère persistent chez ces Epidendrées, grâce à la présence de cellules fibreuses dans leur masse.

A ce propos il est bon d'ajouter que M. Chatin regarde la for-

mation de cellules fibreuses dans le connectif et les cloisons comme une marque de dégradation (1).

En résumé, nous voyons que notre hypothèse ne s'est pas entièrement confirmée, car si nous cherchons à classer les Orchidées d'après la structure de leur anthère, les Epidendrées devront être placées au premier rang, tandis que certaines Vandées devront être reléguées à côté des Ophrydées qui occupent sans conteste le bas de l'échelle (2) après les Néottiées, Malaxidées et Cyripédiées.

*Pollen.* — Après avoir décrit l'anthère nous sommes amenés naturellement à parler de son contenu le pollen.

Le pollen des Orchidées a été l'objet de nombreux travaux. Adanson, Schwartz, Rob. Brown, L.-C. Richard, Sprengel, von Mohl, Fritzsche, Meyen, Schleiden, Reichenbach fils, s'en sont occupés successivement.

Swartz, R. Brown et Richard montrèrent les premiers quel parti on pouvait retirer de sa connaissance en s'appuyant sur les différentes formes sous lesquelles il se présente pour poser les bases d'une subdivision des Orchidées. Leur classification bien que modifiée plusieurs fois depuis n'en persiste pas moins dans ses fondements.

Dans cette famille le pollen ne se montre à l'état parfait, formé de grains isolés que chez les *Cephalanthera* et les *Galera* (Reich., fils) (3); dans tous les autres cas un arrêt dans sa formation joint quelquefois à des altérations lui font prendre des aspects qu'on ne retrouve qu'exceptionnellement dans le reste du règne végétal (Ericacées, Asclépiadées, quelques Légumineuses) (4).

Lorsqu'il se rapproche le plus du pollen type il est à demi pulvérulent (*pollen granulosum*) et formé, comme l'a montré Schleiden, par de petites masses (tétrades) provenant de la non-disso-

(1) Chatin. Loc. cit., p. 86.

(2) Chatin. Loc. cit., p. 82.

(3) H.-G. Reichenbach fils, *De pollinis Orchidearum genesi ac structura*, etc., 1852.

(4) Duchartre. Loc. cit., p. 644.

ciation après destruction des cellules mères, des quatre grains de pollen issus de chacune d'elles.

Mais la résorption de ces dernières n'est pas si parfaite qu'il ne reste entre les tétrades une petite quantité de liquide légèrement mucilagineux qui suffit pour les réunir en un tout peu cohérent, granuleux en apparence, d'où le nom de pollen granuleux donné à cette variété.

Cette disposition est caractéristique du groupe des Néottiées, on la retrouve cependant aussi chez les *Cypripedium*.

Chez les Ophrydées le contenu de chaque logette se divise en un certain nombre de masses cunéiformes (*pollen sectile*), dont les extrémités amincies sont dirigées constamment vers le centre de la loge. Ces pollinies réunies par une matière glutineuse amorphe, élastique, qui s'étire en fils lorsque l'on opère une traction sur quelqu'une d'entre elles, se groupent en une masse ovoïde. Enfin le contenu de chaque loge est supporté par un organe cylindrique, sur lequel nous reviendrons, qui porte le nom de *Caudicule*.

D'après M. Reichenbach fils, cette disposition en coin serait due à plusieurs causes; d'abord à la division régulière et dans le sens radial des cellules mères du pollen, primaires et secondaires, ensuite à la transformation des parois de ces cellules dans l'intérieur de chaque masse en un liquide gélatineux qui empâte les grains de pollen, enfin à leur complète résorption aux points où s'effectue la séparation des masses.

Chez les Epidendrées, Vandées, Malaxidées, le pollen est encore réuni en une seule masse comme chez les Néottiées, mais les tétrades ne sont plus séparables; elles sont fortement agglutinées par un liquide très-consistant provenant de la gélification des parois des cellules mères. Ce liquide, en se répandant uniformément entre elles et se desséchant ensuite, en forme une masse homogène ferme, jaunâtre, translucide, ayant toutes les apparences de la cire, d'où les appellations de pollen cireux, *pollen solidum*, pollen cohérent en masses céracées, données à ces agglomérations.

Il existe toute une série d'intermédiaires entre les pollens granuleux et cireux.

nuleux et cireux. Il est probable que la variété constituant le pollen pulpeux (*pollen pulposum*) de M. Reichenbach, formé par des tétrades réunies par un liquide subaqueux ou subvisqueux ne représente que le terme moyen de cette série.

Mais quel que soit leur degré de cohésion, les tétrades et les pollinies se résolvent facilement en leurs éléments sous l'influence de l'humidité et mieux encore au contact du liquide qui revêt le stigmate.

Bien que chez la plupart des Orchidées les loges soient divisées en deux logettes par une cloison médiane dans certains cas, relativement assez nombreux, elles restent indivises. Beaucoup d'auteurs pour expliquer ce fait, prenant l'effet pour la cause, l'attribuent à une insuffisance des cloisons; mais si l'on réfléchit au mode général de formation du pollen, on est naturellement porté à l'expliquer par la production d'un seul foyer de cellules mères, foyer qui se présente sur une coupe transversale de l'anthère avec la forme d'un fer à cheval dont les branches sont parallèles à la paroi libre de l'organe.

Ce fait peut se constater facilement chez toutes les Orchidées qui ne présentent que deux masses polliniques. La portion du tissu qui comble l'espace laissé entre les deux bras du fer à cheval simule une cloison incomplète, d'où l'interprétation erronée que j'ai signalée.

Dans d'autres cas aussi fréquents que les précédents les choses se compliquent au lieu de se simplifier. Les loges se divisent en quatre par production de quatre foyers de cellules mères du pollen. Les quatre pollinies résultant de ce mode de genèse se présentent le plus souvent disposées deux à deux, sur deux lignes parallèles et en gradins, les masses postérieures plus élevées que les antérieures. Une coupe transversale de ces anthères jeunes présentera deux cloisons en croix. Ces cloisons disparaissent forcément complètement dans l'anthère adulte pour mettre le pollen en liberté.

*Altération du pollen.* — Il me faut parler maintenant de cer-

taines altérations que subit le pollen et qui donnent naissance à des organes que l'on ne connaît que dans cette famille et qui portent le nom de *caudicules*.

Ce nom de *Caudicule* a été donné à des organes d'origines différentes et formés tantôt par les cloisons des loges, tantôt par un appendice du gynécée, tantôt enfin par le pollen. Leur similitude de nom provient de ce qu'ils jouent le même rôle physiologique.

On ne les observe que chez les Ophrydées, Vandées, Epidendrées et dans quelques genres ballotés par les auteurs et qui doivent simplement être regardés comme formant le passage d'une tribu à l'autre; par exemple les *Epipogium* parmi les *Arethusées* et les *Goodiera* parmi les *Néottiées* qui se rapprochent beaucoup des Ophrydées par la présence d'une caudicule.

Les caudicules ne doivent leur origine à une altération du pollen, que chez les Ophrydées et les Epidendrées.

Nous avons déjà parlé de la caudicule des Ophrydées en étudiant le pollen dans cette tribu. Nous avons vu qu'elle était formée par un corps cylindrique destiné à supporter les pollinies. La matière visqueuse qui réunit celles-ci entre elles, les fixe également à cet organe.

Cette caudicule dans l'anthère adulte est entièrement composée par une substance homogène, incolore, englobant dans sa masse une quantité énorme de petites granulations jaunâtres qui lui communiquent leur coloration. Elle occupe la portion inférieure rétrécie de la loge.

D'après M. Wollf(1), son mode de formation est le suivant : Dans l'extrême jeunesse de l'anthère chaque loge est formée par un tissu homogène qui en se multipliant se différencie pour donner naissance au pollen, à la paroi et à la cloison. Mais la durée de cette dernière est très-courte, elle se désorganise peu de temps après sa formation et par la résorption complète de sa partie inférieure, elle ouvre une communication entre les deux logettes et

(1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideen-Bluthe, in Pringsheim Jahrbücher, 1865-66.

met en contact les deux masses polliniques. Mais pendant que ce travail s'opère la production du pollen qui continue à se faire sans interruption dans la partie supérieure des logettes s'arrête dans leur portion inférieure. En ce point la paroi des cellules se gonfle énormément, puis se gélifie, en même temps le contenu devient granuleux. Contenant et contenu se mêlent formant une masse homogène qui, en contractant adhérence avec la substance semblablement formée dans la logette voisine, donne naissance à un organe médian qui est la caudicule telle que nous l'avons décrite.

Chez les Epidendrées on ne trouve plus les caudicules résistantes des Ophrydées, elles sont très fragiles et au lieu d'être homogènes sont granuleuses, ce qui a permis à Lindley (1) de les différencier en les nommant « Caudiculæ pulvereæ. » Ces caudicules sont formées par des prolongements des masses polliniques. Chaque pollinie donne naissance à une caudicule qui, dès son point d'origine, se recourbe et se dispose parallèlement au-dessous ou sur le côté de la pollinie génératrice. Elle se continue dans cette position jusqu'à l'extrémité opposée de l'anthère.

Les caudicules d'une même loge se confondent généralement près de leur point de départ (*Epidendrum*) mais parfois elles cheminent simplement côte à côte (*Cattleya*).

Une coupe transversale d'une de ces caudicules des Epidendrées montre 1° au centre une substance exactement semblable à celle qui forme la masse de la caudicule des Ophrydées, 2° autour de cet axe plusieurs rangées de grains de pollen réunis en tétrades souvent facilement séparables comme le sont celles des Néottiées. De cette structure il résulte que chez les Epidendrées la portion centrale de la caudicule a subi seule la transformation que nous avons vu porter sur toute sa masse chez les Ophrydées.

Une fois connue la genèse de ces caudicules, il n'y a plus rien de très-étonnant de rencontrer de temps en temps quelques grains de pollen, échappés à la déformation, emprisonnés dans ces or-

(1) The genera and species of Orchidaceous plants, 1830-34.

ganes. Les caudicules des Ophrydées en présentent souvent dans leur partie supérieure voisine des pollinies. Ce fait a déjà été signalé par différents auteurs et j'ai pu l'observer chez le *Serapias ovata*.

*Transformations dans la cloison des loges.* — J'ai déjà été amené à parler plusieurs fois des cloisons. Je ne reviendrais pas sur ce sujet si ces productions ne subissaient dans quelques tribus des transformations importantes, spéciales à cette famille.

Ces modifications n'ont été observées jusqu'à ce jour que chez les Ophrydées, Vandées et quelques Aréthusées (*Eria*, *Pleurothallis*) (1).

Chez les Ophrydées elles donnent naissance à la matière visqueuse qui réunit les pollinies entre elles et à la caudicule. J'ai suivi la formation de cette substance chez l'*Orchis maculata* :

En décrivant la formation de la caudicule dans cette tribu, nous avons vu que la portion inférieure de la cloison disparaissait complètement, il n'en est pas de même de sa partie supérieure. En ce point et dans le jeune âge la cloison se présente comme une lame à bords parallèles, traversant l'anthère et formée uniquement par des cellules à parois minces ; plus tard, la paroi des cellules extérieures de sa partie centrale se gonflent considérablement, tandis que celle des cellules qui occupent ses extrémités conserve sa structure primitive, elle devient fusiforme. A mesure que l'anthère avance en âge, on voit le gonflement des parois se continuer dans le milieu de la cloison en gagnant vers le centre. Enfin, dans un dernier temps, ces cellules se dissocient isolément ou par groupes, elles perdent leurs parois et contenant et contenu ne forment plus qu'un. La matière qui résulte de cette fusion diffuse et contracte adhérence latéralement avec les pollinies par leur extrémité et inférieurement avec la caudicule.

L'union entre la caudicule et les pollinies est alors telle qu'on

(1) Wollf. Loc. cit.

ne peut extraire de la loge l'une sans enlever les autres et inversement.

La séparation d'une pollinie de la masse totale bien que plus facile ne s'opère pas cependant sans demander quelques efforts en raison même de l'élasticité de la matière visqueuse. Dans la nature cette séparation a lieu par l'action du fluide stigmatique qui visqueux lui-même, mais plus résistant que la matière qui réunit les pollinies, retient ces dernières lorsqu'une cause quelconque vient à les mettre en contact.

Chez les Vandées les pollinies sont fortement fixées à l'extrémité d'une longue lamelle par une substance amorphe et élastique. Anciennement on donnait le nom de Caudicule à cette lamelle. Ch. Darwin en montrant qu'elle faisait partie de l'organe femelle (1) lui retira avec juste raison ce premier nom auquel il substitua celui de *pédicelle*. La matière qui réunit les pollinies au pédicelle reçut alors le nom de caudicule.

Cette caudicule des Vandées a exactement la même origine que la matière qui réunit les pollinies entre elles et à la caudicule chez les Ophrydées ; elle est formée comme elle par la gélification des cloisons. Au microscope sa substance est amorphe, grisâtre ; elle renferme de nombreuses granulations jaunâtres réfringentes. Selon les genres elle prend plus ou moins de développement, mais presque complètement enfouie entre les masses polliniques elle est toujours peu visible sans le secours d'une dissection. Elle est douée parfois d'une élasticité véritablement surprenante, car il faut un effort relativement énorme pour parvenir à séparer les pollinies du pédicelle. Par la traction on peut lui donner six à huit fois sa longueur primitive sans pour cela la briser ; l'action cessant elle revient à sa position première.

Chez l'*Aerides odorata* et le *Vanda tricolor*, chez lesquels j'ai étudié sa formation, elle est très-ample et largement fixée par sa base élargie à l'extrémité du pédicelle. Chez le premier de ces végétaux elle s'avance ensuite entre les deux pollinies hémisphé-

(1) Loc. cit., p. 6.



riques et les unit de telle façon que chaque loge ne semble contenir qu'une seule pollinie arrondie ; chez le *Vanda tricolor* qui ne possède que des pollinies simples en fer à cheval, elle s'enfonce entre les branches et va prendre insertion près du bras transverse.

Bien que M. Darwin ait établi quelques rapprochements entre la caudicule des Vandées et la matière qui unit les pollinies des Ophrydées, en se basant sur leur position, leurs propriétés physiques et physiologiques similaires, je pense qu'au moment de sa publication, il n'avait pas une idée exacte sur la formation de la première. En disant simplement (1) « que les deux caudicules des Vandées sont attachées dans une fente profonde dont « chaque masse pollinique est creusée » il semble attribuer, en raison de la situation du point d'attache, la genèse de ces caudicules à l'altération du pollen, ce qui n'est pas, comme je l'ai démontré. J'ajouterai de plus que cette description qui pourrait, si l'on ne s'en rapportait qu'aux apparences, s'appliquer au *Vanda tricolor* ne peut convenir en aucune façon à l'*Aerides odorata* chez lequel la caudicule ne s'insère pas dans une fente, mais bien entre les deux pollinies.

La caudicule des Vandées se formant aux dépens de la cloison en occupe la place.

Si parfois son volume est tellement considérable qu'elle semble se substituer simplement à la cloison (c'est ce que nous montrent les deux végétaux que nous avons pris pour types et alors sa genèse est facile à suivre, s'impose en quelque sorte), dans d'autres cas il n'en est plus de même car elle n'est représentée que par la quantité de matière strictement nécessaire pour joindre les pollinies au pédicelle ; c'est ainsi que chez le *Calanthe veratrifolia* elle est réduite à une petite gouttelette de matière visqueuse fixée au pédicelle et dans laquelle plongent par leur extrémité les huit pollinies de ce végétal. Cette inégalité dans les caudicules des Vandées tient simplement à l'étendue de la cloison qui subit

(1) Loc. cit., p. 178.

la gélification : chez l'*Aerides odorata* la cloison presque entière subit cette modification, chez le *Calanthe* elle ne porte que sur la portion qui avoisine l'extrémité inférieure des pollinies. Entre ces deux extrêmes on trouve de nombreux intermédiaires.

Le genre *Calanthe* avec sa caudicule rudimentaire se rapproche des *Malaxidées* qui sont caractérisées d'après Lindley, par l'absence de caudicules. Mais le passage est rendu encore plus évident par la présence d'organes analogues chez les *Pleurothallis* (Darwin et Wolff) et les *Eria* (Wolff) qui appartiennent à cette tribu des *Malaxidées*. J'ai vu moi-même les huit masses polliniques de l'*Eria ferruginosa* réunies par une gouttelette de matière visqueuse.

Mais, chose remarquable, on trouve aussi des passages entre cette tribu des *Malaxidées*, dont le type peut être pris dans le genre *Dendrobium*, et celle des *Epidendrées*, car M. Wolff a décrit chez le *Cælia macrostachya* des caudicules granuleuses se rapprochant de celles des *Epidendrées*.

*Staminodes*. — Les étamines avortées sont généralement au nombre de deux sauf, dans les genres *Uropedium* et *Cypripedium* où l'on n'en trouve qu'une.

Elles peuvent être rudimentaires à différents degrés. Chez les *Uropedium* et *Cypripedium* elles sont très-développées et forment un corps charnu opposé au sépale inférieur et beaucoup plus volumineux que les étamines fertiles. Dans tous les autres cas elles sont rudimentaires dans toute l'acception du mot et se confondent avec la masse du gynostème. Il a fallu une étude attentive pour en découvrir la nature. Elles n'apparaissent extérieurement que comme de petits mamelons ou des lamelles peu étendues.

Malgré cette similitude dans la forme extérieure les staminodes des *Orchidées* indigènes sont loin d'avoir la même valeur que ceux des *Orchidées* exotiques. Chez ces dernières ils sont en rapport direct avec le système vasculaire et la disposition des faisceaux qui se rendent dans leur masse ne laisse pas de doute sur

leur nature. Ces faisceaux se terminent sur le bord du clinandre le plus souvent un peu au-dessus du rostelle vis-à-vis d'une petite languette qui fait saillie latéralement. On a méconnu jusqu'à présent cet appendice (1) que j'ai rencontré d'une façon constante et qui n'est visible qu'au microscope sur une coupe transversale pratiquée à la hauteur indiquée. En comparant ces étamines rudimentaires à l'étamine fertile, on doit les envisager comme formées par un filet parfait, en tout semblable à celui de l'étamine fertile, portant une anthère réduite à une lamelle parenchymateuse. En se prolongeant au-dessus du rostelle et en contractant adhérence avec l'étamine fertile, les staminodes donnent naissance à la lame qui limite le clinandre.

Chez nos Orchidées indigènes on ne trouve plus que des mamelons situés à la base de l'étamine fertile, sans aucune relation avec le système vasculaire et ne formant point de clinandre. Il a fallu à Rob. Brown trouver toute une série d'intermédiaires entre le cas précédent et le cas présent pour regarder ces corps comme des étaminés avortées, car rien dans la structure du gynostème ne pouvait comme précédemment conduire à une solution. Ici aucune partie de l'étamine ne s'est différenciée.

Ces mamelons sont littéralement gorgés de raphides ; chacune des cellules qui les composent en contient un faisceau. Ces cristaux leur communiquent une coloration blanchâtre, une apparence mamelonnée qui les fait ressortir de la masse du gynostème et les rend plus frappants.

Je reviendrai plus loin sur ces étamines stériles et j'aurai alors l'occasion d'ajouter certains faits à ceux que je viens de faire connaître.

*Gynécée.* — L'organe femelle est composé de trois feuilles carpellaires opposées aux pièces du calice. Il comprend un ovaire,

(1) Eichler. Loc. cit., les refuse aux *Cymbidium*, *Maxillaria*, *Sarcopodium*, *Dendrobium*. Je les ai trouvés chez les deux premiers et le dernier de ces genres. Les faisceaux qui se rendent à ces staminodes sont très-développés et par conséquent la présence d'étamines stériles est indéniable dans ces trois cas.

un style unique et un stigmat qui se montre avec des configurations diverses.

L'Ovaire est infère, sessile ou non, le plus souvent contourné sur lui-même, lisse ou couvert de poils, présentant à l'extérieur six côtes de diamètre très-inégal; les trois plus petites formées par la nervure médiane des carpelles alternent avec les trois autres deux ou trois fois plus étendues et composées du reste des feuilles carpellaires. Celles de ces pièces qui regardent le côté inférieur de la fleur prennent plus de développement que celles du côté opposé; comme je l'ai démontré plus haut, cette inégalité dans l'accroissement des diverses parties de l'ovaire est la cause de la torsion de cet organe,

Cet ovaire est uniloculaire (1), il présente trois placentas pariétaux, bilobés, opposés aux pièces de la corolle et faisant plus ou moins saillie dans la cavité, l'un d'eux (celui qui est opposé au labelle) manifestement moins développé que les deux autres.

Les ovules anatropes excessivement nombreux n'ont aucune communication directe avec le système vasculaire, aussi donnent-ils naissance à des graines fort imparfaites. Cet état tient certainement à la structure des placentas qui parfois ne présentent aucune trace de faisceaux; le plus souvent les faisceaux qu'on rencontre dans ces organes sont extrêmement grêles, ne comprennent qu'un nombre fort restreint de trachées et ne se continuent pas jusqu'à leur extrémité.

Le Style fait partie du gynostème dont il suit la direction. Comme l'a fait remarquer M. Van Tieghem (2), contrairement à ce que dit Payer (3), il est formé par la soudure des trois styles, la présence des trois faisceaux (prolongement des faisceaux mé-

(1) Exceptionnellement il devient parfois trilobulaire, la placentation est alors axile : *Phalenopsis amabilis* (Van Tieghem. Recherches sur la structure du pistil et l'anatomie de la fleur, p. 204). *Uropedium Lindenii* (Brongniart, loc. cit.).

(2) Loc. cit., p. 143.

(3) Loc. cit.

dians des carpelles) qui accompagnent et entourent le canal styloïde ne laisse pas de doute sur ce sujet.

Les styles supérieurs sont toujours moins développés que l'inférieur, ils sont rudimentaires chez beaucoup d'Ophrydées mais ne manquent complètement à ma connaissance que chez le *Serapias ovata* et l'*Ophrys apifera*. Les trois portions du style sont sensiblement égales dans le genre *Uropedium*.

Le *Stigmate* (Gynixus, Rich) en raison de l'inégalité des styles se présente presque toujours comme un plan incliné et acquiert par cette disposition une étendue relative peu commune dans le règne végétal.

Il est recouvert d'une couche épaisse de matière visqueuse provenant de la gélification et de la dissociation des cellules de sa surface. Cette substance mise en contact avec les pollinies des Ophrydées les retient avec une énergie assez grande pour vaincre la résistance de la matière élastique qui les unit, les séparer de la masse et assurer ainsi la fécondation. Chez les Epidendrées, Vandées et dans les tribus où l'on ne trouve qu'une ou deux pollinies par loge, elle doit posséder assez de force pour supporter le poids de ces masses.

Sous son influence les pollinies, quelle que soit leur consistance, se résolvent rapidement en leurs éléments.

Le stigmate très-rarement trilobé est le plus souvent divisé en deux parties, le stigmate impair se séparant des deux latéraux qui restent confondus entre eux et avec le gynostème. Ce stigmate impair qui devient supérieur lorsqu'il y a torsion de l'ovaire, prend beaucoup plus de développement que les deux autres; il s'affranchit en partie de la colonne, prend la forme d'une lamelle et en se recourbant et en s'avancant au-dessus de la surface stigmatique, il donne naissance à une sorte de niche tapissée par la matière visqueuse et se dresse comme une barrière entre le pollen et le stigmate. Cette lame porte le nom de *Rostelle*.

Dans quelques cas les parties latérales du stigmate impair en prenant plus d'accroissement que la partie médiane le font paraître bilobé. Certains auteurs s'en tenant aux caractères exté-

rieurs ont regardé faussement ces deux lobes comme appartenant à des stigmates différents. Une simple coupe transversale du gynostème leur aurait évité de tomber dans cette erreur.

Le stigmate ne se présente dans l'état de simplicité que je viens de faire connaître que dans un nombre assez restreint de cas (*Cypripédiées*, la plupart des *Malaxidées*, *Cephalanthera*, etc.) partout ailleurs sa structure se complique soit par la formation d'appendices, soit par des modifications dans son tissu qui donnent naissance à une nouvelle matière visqueuse qui joue un rôle important dans la fécondation. Ces deux productions s'observent assez souvent sur le même sujet.

Les appendices impairs et médians proviennent du développement de la partie centrale du rostelle ; rarement sur son prolongement direct, ils se recourbent généralement dès leur origine de façon à occuper la face de cette lame qui regarde l'organe mâle. Leur marche rétrograde est parallèle à celle du rostelle.

Tantôt courts et coniques (*Epipactis latifolia*, etc.), ils acquièrent dans certains cas des dimensions véritablement extraordinaires ; c'est ainsi que chez les Vandées ils forment de longues lamelles qui, s'engageant au-dessous de l'anthère renversée ne s'arrêtent qu'à la base de celle-ci pour permettre aux pollinies de se fixer à leur extrémité. Dans quelques cas la partie terminale se creuse en godet (*Brassia*) ou se conforme en selle (*Stanhopea saccata*) pour les recevoir.

Ils constituent les *caudicules cellulaires* des anciens auteurs. Darwin a changé cette appellation en celle de *pédicelle* voulant montrer qu'il n'y a rien de commun, sinon comme rôle physiologique, du moins comme origine entre cette production et celle qui chez les Ophrydées et les Epidendrées, a pris ce nom de caudicule et empêcher ainsi toute confusion que la similitude de nom pouvait faire naître.

L'organe femelle peut encore présenter d'autres appendices, mais ceux-ci très-différents de formes, de situation, particuliers à certains genres, ne doivent pas nous arrêter. Il suffit d'en signaler l'existence.

La production de la matière visqueuse est d'origine moins uniforme; elle se fait tantôt aux dépens du stigmaté, tantôt aux dépens du rostelle, tantôt enfin aux dépens de l'appendice de ce dernier organe. Cette matière visqueuse étant destinée à retenir les pollinies, Richard la regardant comme une sécrétion avait donné le nom de *Rétinacle* (*retinaculum*) à ce qu'il regardait comme la glande productrice. Bien que cette façon d'envisager la formation de cette substance ne soit pas exacte, je pense qu'il est bon de conserver cette dénomination (afin d'éviter des périphrases) au siège de la désorganisation qui donne naissance à la matière qui nous occupe.

La transformation d'une partie des cellules du stigmaté en un fluide visqueux autre que la matière stigmatique ne s'observe que chez les Vandées, les Epidendrées et quelques Malaxidées.

La présence de cette matière chez les Epidendrées a été longtemps méconnue. Lindley caractérise en partie ce groupe par le manque de cette substance; rien du reste n'indique sa présence, à première vue, dans cette tribu; elle se confond avec le fluide stigmatique. Darwin, qui l'a signalée le premier (1), a été conduit à sa découverte par la façon dont les insectes remplissent leur rôle d'auxiliaires dans la fécondation des plantes de cette tribu. Il les vit débiter constamment par s'enduire d'une certaine quantité de matière prise à l'extrémité du stigmaté avant de s'emparer des pollinies qui ne se fixaient sur eux que par l'intermédiaire de cette substance.

En raison de la similitude du rôle de cette matière et de celui de la masse qui remplit la bursicule des Ophrydées, on était naturellement enclin à assigner une même origine, hypothèse dont l'étude microscopique du stigmaté a démontré la justesse.

La transformation se fait toujours dans ce premier cas dans l'extrémité du rostelle, sur la face qui regarde le stigmaté.

Le mode d'origine de cette matière visqueuse étant essentiellement le même chez les Vandées, les Epidendrées, les Ophrydées et

(1) Loc. cit., p. 161.

plus généralement chez toutes les Orchidées où on l'observe, je n'exposerai en détail sa genèse qu'une fois pour toutes et me bornerai ensuite à donner les différentes situations que peut occuper le rétinacle et à décrire les divers aspects sous lesquels il se présente.

J'ai pu suivre sa formation parmi les Vandées chez le *Vanda tricolor*, l'*Aerides odorata*, le *Catasetum tridentatum*. Dans ces espèces, le tissu du rostelle est primivement formé entièrement de cellules arrondies comprises entre deux lames épidermiques qui tapissent l'une le stigmaté, l'autre le plancher du clinandre. Les modifications respectant les épidermes ne portent que sur ces cellules arrondies ; débutant sur la face stigmatique, elles gagnent vers la face supérieure sans l'atteindre pourtant. La paroi de ces cellules se gonfle peu à peu en même temps que leur contenu se rassemble en une masse jaunâtre granuleuse. Les cellules attaquées se dissocient, puis perdant leurs parois se confondent en une masse gélatineuse de forme lenticulaire portée par l'épiderme inférieur.

Cette transformation ayant atteint le parenchyme entier à l'extrémité du rostelle (1), il en résulte que le pédicelle n'est plus rattaché au stigmaté que par les deux épidermes. Vient-on à opérer une traction sur cet appendice, il s'affranchira facilement en rompant ses faibles attaches. Il se séparera de l'épiderme supérieur à l'extrémité du rostelle, mais il entraînera avec lui toute la portion de l'épiderme sous-jacent à la masse visqueuse et cette masse elle-même. Si la traction est plus énergique le pédicelle se séparera complètement de la fleur et se présentera alors semblable à un balancier portant à une de ses extrémités les pollinies, à l'autre une membrane arrondie enduite de matière visqueuse sur l'une de ses faces. Cette membrane en raison de sa forme et de ses propriétés a reçu de Darwin le nom de *Disque visqueux*. D'après cet auteur, lorsqu'un insecte pénètre dans une de

(1) Au point où le pédicelle prend naissance. En ce lieu on ne trouve qu'une ou deux rangées de cellules arrondies entre les épidermes.



ces fleurs, il en sort rarement sans effleur le disque visqueux qui se fixe sur lui et le retient. Si le malheureux veut alors recouvrer sa liberté, il est forcé d'enlever le pédicelle et les pollinies dont il n'est généralement débarrassé que par l'action du fluide stigmatique d'une autre fleur qu'il visite, action que j'ai décrite plus haut.

Chez les Épidendrées il ne se forme pas de disque visqueux, l'épiderme disparaît comme les cellules sous-jacentes dont les transformations sont celles que j'ai montrées chez les Vandées.

L'*Epipactis latifolia* nous fournit un exemple de la formation de la matière visqueuse aux dépens de la substance entière de l'appendice du rostelle. Cet appendice, dans la fleur encore fermée, a la forme d'un petit bec conique, replié sur le dos du stigmaté; il est vertical, tourné vers l'anthère et presque en contact avec elle. Dans le jeune âge (et il faut pour constater cet état prendre des boutons très peu développés) sa masse est homogène et formée par un parenchyme arrondi limité par l'épiderme. A mesure qu'approche le moment de l'éclosion on voit son tissu subir la transformation que j'ai décrite chez les Vandées, en commençant par la face qui regarde le rostelle. En raison de la position de cet appendice, une partie de sa masse est déjà totalement modifiée que l'on n'en trouve encore de trace à l'extérieur, mais si l'on a soin de faire passer une aiguille entre la rostelle et lui, le stylet en sortant imprégné de la substance visqueuse en démontre la production. L'épiderme résiste un certain temps mais finit par disparaître également, et à l'ouverture de la fleur la masse entière de l'appendice est transformée en une gouttelette visqueuse, blanchâtre, sur laquelle se sont fixées les pollinies lors de l'anthèse.

Le troisième mode de formation du rétinacle (aux dépens de la substance proprement dite du rostelle) s'observe presque exclusivement chez les Ophrydées et les Néottiées. Il a pourtant été signalé aussi chez quelques Malaxidées (Malaxis. etc.).

Dans ce cas le rétinacle se forme toujours dans la partie du rostelle qui regarde l'anthère.

Chez les Néottiées et les Malaxidées qui rentrent dans cette catégorie les choses passent très-simplement. La masse visqueuse se forme par la désorganisation d'un certain nombre de cellules placées sur la ligne médiane de la face supérieure du rostelle ; primitivement cachée sous l'épiderme elle est mise en liberté lors de la déhiscence du pollen soit par la déchirure de cette membrane (Néottiées), soit par sa disparition (Malaxidées). Les pollinies privées de caudicules s'y attachent latéralement.

Il n'en est pas de même chez les Ophrydées où au premier abord l'organisation du rétinacle semble parfois très-compiquée. Cette structure tient à deux causes : 1° La séparation des loges de l'anthere, nécessitant dans les cas où leurs extrémités inférieures sont notablement distantes, la formation de deux rétinacles (un pour chaque loge) disposés symétriquement sur les côtés de la ligne médiane du rostelle ; 2° La production d'une (quelquefois deux lorsque la fleur présente deux rétinacles) membrane mobile creusée en poche destinée à protéger le rétinacle, le recouvrant complètement et ayant reçu en raison de sa disposition le nom de *Bursicule*.

La bursicule ne s'observe pas chez toutes les plantes de cette tribu, d'où la division en *Ophrydæ bursiculatæ* et *O. ebursiculatæ*.

La genèse des rétinacles des Ophrydées ebursiculatæ (*Platanthera*, *Gymnadenia*) est celle du rétinacle unique des Néottiées à cela près que l'épiderme qui recouvre chaque masse visqueuse en se séparant complètement de celui qui protège les parties voisines attaquées, donne naissance à des disques visqueux sur lesquels se fixent les caudicules par leur extrémité inférieure.

La formation des bursicules qui au premier abord semble devoir être très-compiquée est au contraire très-simple : elle tient uniquement à une disposition particulière du rostelle. (1).

Dans le cas où la fleur ne doit posséder qu'un seul rétinacle et par conséquent une seule bursicule, cette genèse a lieu de la

(1) Th. Wollf. Loe, cit.

façon suivante : la partie centrale du rostelle, au lieu de rester plane, se relève et entourant complètement l'extrémité des loges forme avec le connectif une cupule dans laquelle ces extrémités disparaissent. Le tissu de la cupule d'abord homogène ne tarde pas à se transformer partiellement en une masse visqueuse. La désorganisation prend naissance le long de l'épiderme qui tapisse intérieurement la cavité sur ses faces antérieure et postérieure, gagne peu à peu la face externe sans pourtant l'atteindre. Les choses étant dans cet état, toute la portion de l'épiderme interne recouvrant la masse visqueuse s'isole pour former un disque visqueux sur lequel se fixe forcément la base des caudicules prise dans la cupule. Par cette scission toute la paroi antérieure de celle-ci (réduite à une membrane formée par l'épiderme et les cellules qui ont échappé à la transformation) se trouve séparée presque totalement de la plante à laquelle elle n'est plus que faiblement rattachée par sa partie inférieure. Elle peut alors basculer d'arrière en avant sur son point d'attache et permettre la sortie de la masse visqueuse qu'elle tient cachée. Cette partie mobile est la bursicule.

Chez les Ophrydées qui possèdent deux bursicules, le rostelle donne naissance à une cupule à la base de chaque loge. Les phénomènes que je viens de décrire se reproduisant en tous points dans chacune de ces productions, il en résulte deux rétinales et conséquemment deux bursicules.

La formation de matière visqueuse aux dépens du stigmate supérieur a conduit quelques auteurs à regarder cet organe comme totalement impropre à la fécondation.

La production de cette substance par la surface même du stigmate chez les Vandées et les Epidendrées montre bien qu'il doit en être ainsi au moins partiellement (dans la partie supérieure) dans ces deux tribus ; mais dans les autres cas rien ne permet d'ajouter foi à cette assertion. La surface du stigmate est entièrement baignée par le fluide stigmatique, ce qui ne devrait pas être si le stigmate supérieur était infécond. S'il en était ainsi, comment pourrait se produire la fécondation chez les Ophrydées dont

Gérard.

les stigmates inférieurs sont rudimentaires, s'ils ne manquent complètement comme chez le *Serapias ovata* et l'*Orchis apifera* ?

La hauteur à laquelle on trouve souvent les pollinies, le développement du fruit en quelque point de la surface stigmatique que les pollinies se soient fixées, enfin l'étude microscopique qui montre toujours plus ou moins loin de la pointe du rosette les cellules allongées qui par leur dissociation et leur gélification donnent naissance au fluide stigmatique ne laissent subsister aucun doute à ce sujet. Le canal du style a exactement la même structure en tous ses points et le tissu conducteur se comporte de la même façon avec les trois stigmates et les placentas correspondants.

Cette idée de l'impuissance du stigmate supérieur a été émise pour la première fois par Rb. Brown qui l'attribuait à son opposition à l'étamine fertile; pour lui les stigmates latéraux n'étaient aptes à la fécondation que par l'avortement des étamines opposées. Chez les Cypripédiées les deux étamines fertiles n'étaient plus en opposition avec les stigmates mais alternaient avec eux.

En un mot, d'après Rb. Brown des organes fertiles en opposition ne pouvaient exister, idée entièrement fautive et que des milliers d'exemples contraires pris dans le règne végétal entier rendent inadmissible en tous points.

*Fécondation.* —Après l'étude détaillée que nous avons faite des organes mâle et femelle et de leur disposition, il est facile de comprendre que dans cette famille la fécondation ne puisse s'opérer que difficilement et même dans certains cas ne point se faire du tout sans l'aide de quelques causes extérieures. Ce sujet a attiré l'attention de nombreux observateurs et a donné naissance à diverses hypothèses, qui ne sont plus soutenables aujourd'hui et dont la plus raisonnable en apparence faisait voir dans la caudicule des Ophrydées un organe destiné à servir d'intermédiaire entre le pollen et l'organe femelle, l'imprégnation s'opérant à travers sa masse (1).

(1) Rb. Brown. Fecundation in Orchideae and Asclepiadeae.

Comme je l'ai déjà dit plus haut, la fécondation se fait le plus souvent par le secours des insectes, qui, attirés par le nectar que les fleurs de cette famille sécrètent en grande quantité, enlèvent les pollinies avec le rétinacle sur lequel elles sont fixées lorsque le hasard les met en contact de sa matière visqueuse, et les vont déposer en butinant sur une autre fleur.

J'ai déjà décrit cette action et n'entrerai pas plus avant dans ce sujet qui sort un peu de mon cadre, et qui a été traité d'une façon très-remarquable et très-étendue par M. Ch. Darwin dans son traité sur la fécondation des Orchidées par les insectes (1).

Dans nos serres on a recours à la fécondation artificielle.

**Fruit.** — Pour la même raison je ne parlerai pas du fruit. Je renverrai au travail de M. Prillieux (2) sur ce sujet, travail auquel je ne puis rien ajouter et dont M. Duchartre a déjà donné une analyse dans ses *Eléments de Botanique* (3).

**Polymorphisme.** — Je terminerai ici la première partie de ma tâche, s'il ne me restait à parler d'un fait singulier qui sans doute aurait pu être mieux placé en un autre point de ce travail, mais que les nécessités d'une exposition méthodique me forcent à reporter en ce lieu.

Je veux parler de la propriété que possèdent certaines plantes de cette famille de pouvoir donner naissance à des fleurs d'aspects différents, tellement différents parfois qu'on a fait d'une même espèce plusieurs genres distincts. C'est ce qui est arrivé pour ce végétal qui, lorsqu'il ne présentait que des fleurs mâles portait le nom de *Cataselum tridentatum*, celui de *Monacanthus viridis* lorsqu'il ne présentait que des fleurs femelles, enfin celui de *Myanthus barbatus* lorsque ses fleurs étaient hermaphrodites.

Un même pied, une même inflorescence peuvent présenter

(1) Le lecteur trouvera dans cet ouvrage la description de faits nombreux, véritablement surprenants, qui semblent même tenir parfois du merveilleux.

(2) Prillieux. *Bulletins de la Société botanique de France*, 1857, p. 803.

(3) *Loc. cit.*, p. 1104.

dans certains cas (*Vanda Lowii*, *Cynoches ventricosum*) des fleurs dissemblables.

Les modifications portent tantôt sur le périanthe, tantôt sur le gynostème, tantôt enfin sur ces deux parties à la fois (1).

De l'étude des dispositions que présentent les fleurs polymorphes, M. Reichenbach fils (2) a vu que le polymorphisme pouvait tenir à quatre causes.

D'après la description par Lindley (3) du cas de trimorphisme du *Cynoches ventricosum*, je pense qu'on doit en admettre une cinquième.

Le polymorphisme peut être dû à un :

1° Périgone dimorphe ; fleurs presque régulières sans gynostème et fleurs ordinaires avec gynostème. *Oncidium heterantum*, *O. pentadactylum*, *O. abortivum*.

2° Périgone homomorphe, gynostème dimorphe : *Herschellia caelestis*, *Odontoglossum zebrinum*, *Vanda terres*.

3° Périgone 2-3-4 morphe, gynostème dimorphe : *Cataseta*.

4° Périgone certainement dimorphe, gynostème subdimorphe : *Cataseta*.

5° Périgone trimorphe ; *Cynoches ventricosum*.

(1) On ne peut regarder comme dimorphes les fleurs qui acquièrent accidentellement plusieurs étamines fertiles, ces cas ne se présentant pas avec constance dans une même espèce ne doivent pas nous occuper ici.

(2) Loc. cit.

(3) Vegetable Kingdom, 1853, p. 177.

---

## DEUXIÈME PARTIE

---

### SUR L'HOMOLOGIE ET LE DIAGRAMME DES ORCHIDÉES

#### I.

##### HISTORIQUE.

Les formes singulières que revêtent les fleurs des Orchidées, le petit nombre des étamines, la soudure de l'androcée au gynécée, enfin la production d'organes spéciaux à cette famille étaient bien faits pour attirer l'attention des botanistes. Cette structure est si particulière que certains d'entre eux (1) ont hésité sur la place que doivent occuper les Orchidées dans la série végétale ; quelques-uns sont arrivés même à douter de la nature des pièces qui composent la fleur.

De nombreuses recherches ont eu pour but unique de déterminer la valeur de ces différentes parties ; bien des idées ont été émises sur ce sujet surtout depuis la fin du siècle dernier ; des auteurs, des plus sérieux (2), ont été amenés à modifier leur manière de voir dans le cours de leurs études. Malgré tous ces travaux la question ne me semble pas encore entièrement élucidée.

Apportant à la discussion quelques éléments nouveaux, j'ai l'espoir, sinon de la clore entièrement, du moins de lui permettre de faire un pas en avant.

(1) Du Petit-Thouars. *Traité général des plantes Orchidées*, 1822, p. 1.

(2) Rb. Brown.

Mais avant d'aborder le sujet, afin d'éviter les équivoques et de mettre au courant de l'état des choses les personnes qui n'en auraient point fait encore une étude approfondie, je crois bon de rappeler quelles ont été les différentes hypothèses qui ont vu successivement le jour, hypothèses qui pour la plupart ne sont déjà plus soutenables, mais qui tendent toutes à ramener les Orchidées au type des monocotylédones par des avortements ou des métamorphoses.

Linné et Haller (1)] prenant chaque loge pour une anthère voyaient les Orchidées diandres; d'après eux il ne manquait qu'une étamine à ces plantes pour rentrer dans le type normal des monocotylédones avec leur périanthe hexaphylle et leur gynécée à trois carpelles.

Cette idée qui avait pris naissance de l'étude des Ophrydées fut bientôt repoussée par Adanson, Schwartz et Jussieu qui établirent la monandrie comme caractérisant cette famille; les Cypripédiées exceptées.

Plus tard, du Petit-Thouars (2), en voulant faire rentrer les *Cypripedium* dans la règle générale, tomba dans une exagération opposée à celle où était tombé Linné. Il considère les deux anthères de ces végétaux comme les deux loges d'une même étamine séparées par un connectif monstrueux.

Lui seul paraît avoir été de cet avis. Ce qu'il considère comme un connectif monstrueux, n'est autre chose que le staminode unique qui prend un très-grand développement chez toutes les Cypripédiées.

En 1807, Ch. His, amateur de botanique, envisageait, dans une lettre à l'Institut, la composition de la fleur tout autrement que cela n'avait été fait jusqu'alors. Se fondant sur ce qu'il avait vu chez l'*Ophrys arachnites* les deux pétales supérieurs se transformer en étamines, il en déduisit que la fleur des Orchidées ne présente qu'un seul verticille au périanthe et que ce qu'on regarde

(1) Du Petit-Thouars. Loc. cit., p. 12.

(2) Loc. cit., p. 12.



comme le verticille interne est formé par des étamines avortées et pétalisées comme cela se voit chez les Scitaminées. Il ajoutait que, si les deux pétales supérieurs représentent chacune une étamine, il n'en est plus de même du labelle qui serait formé par la soudure de trois de ces organes.

En 1810, R. Brown (1) ayant établi la présence de deux staminodes, admet deux verticilles au périanthe et trois étamines soudées avec le style : deux rudimentaires représentées par les staminodes, une seule fertile; les Cypripédiées étant mises à part.

L.-Cl. Richard (2) (1818) reconnaît également la présence de trois étamines. Il déduit de ce fait et surtout de l'étude des Cypripédiées, que les Orchidées se rapprochent des Iridées, Iridées monadelphes dans la plupart des cas : « unde affinitas quædam cum Iridæis monadelphis. »

En 1828, Ach. Richard (3) croit pouvoir tirer cette conclusion de l'étude d'un *Orchis latifolia* présentant trois étamines fertiles et un périanthe régulier à six divisions (sans labelle ni éperon) : que dans les Orchidées le type normal est un périanthe régulier; l'irrégularité de la fleur résulterait du développement du labelle et de l'éperon dû à l'avortement des deux étamines inférieures. Puis se fondant sur la présence dans le genre *Epistephium* (4) d'une petite enveloppe de trois pièces extérieures au calice, et reprenant l'idée émise par Ch. His, mais en la modifiant, il arrive à dire : 1° Le type normal de la fleur des Orchidées est un périanthe à six divisions régulières disposées sur deux cycles et six étamines disposées également sur deux rangs; 2° sauf dans le genre *Epistephium* le cycle externe du périanthe avorte constamment; 3° dans tous les genres connus les trois étamines externes deviennent pétaloïdes; 4° dans tous les cas, sauf celui des Cypri-

(1) *Prodromus floræ novæ Hollandiæ*, etc., 1810.

(2) *De Orchideis europæis annotationes*, Mémoires du muséum, t. IV, 1818.

(3) *Monographie des Orchidées des îles de France et Bourbon*, p. 15 et suiv.

(4) Nous avons donné des explications sur ce verticille externe des *Epistephium* dans notre première partie.

pédiées, deux étamines du verticille interne avortent et se transforment en staminodes.

En 1831, Rob. Brown, dans un nouvel ouvrage (1), reconnaît avoir professé successivement deux opinions différentes sur la composition de la fleur des Orchidées. Dans les deux cas il admet six pièces au périanthe. Il pensait primitivement que les Orchidées possèdent deux cycles de trois étamines, mais que trois de ces organes avortent complètement d'une façon constante; l'une de ces étamines appartiendrait au cycle interne, les deux autres au cycle externe. Sur les trois étamines apparentes deux (celles du cycle interne) resteraient rudimentaires chez la plupart des Orchidées, la dernière seule appartenant au cycle externe serait fertile. Chez les *Cypripédiées* cet ordre serait renversé. Les étamines rudimentaires chez les autres Orchidées deviendraient fertiles, l'étamine fertile se constituerait en staminode.

Cette manière de voir fut généralement admise; elle est pour ainsi dire seule professée de nos jours.

Dans sa seconde idée, R. Brown semble ne plus reconnaître que trois étamines aux Orchidées. Ces étamines seraient opposées tantôt aux sépales, tantôt aux pétales. Dans le premier cas (celui de la majorité des Orchidées), deux de ces organes resteraient rudimentaires, le troisième seul serait fertile. Les *Cypripédiées* formeraient à elles seules le second cas avec deux étamines fertiles et un staminode unique.

Vers la même époque, Lindley (2) revient à l'idée de A. Richard, en s'appuyant non-seulement sur la présence de trois verticilles chez les *Epistephium*, *Vanilla*, etc., la transformation des pétales supérieurs en étamines, métamorphose observée par His, mais aussi sur la production de glandes à l'extrémité de ces mêmes pétales supérieurs chez le *Megaclinium*. Il explique en outre la forme trilobée qu'affecte le plus souvent le labelle, en disant que

(1) On the sexual organs of Orchidæ and Asclepiadæ, 1831.

(2) Illustrations of Orchidaceous plants, by Francis Bauer, 1830-1838. Prefatory remarks, by Lindley.

la partie médiane représente le connectif, les deux lobes latéraux les loges.

Plus récemment, Payer dans son *Organogénie comparée de la fleur*, décrit chez le *Calanthe veratrifolia*, la formation d'un périanthe à six divisions, de cinq mamelons staminaux disposés sur deux rangs : trois sur le rang externe opposés aux sépales, deux plus intérieurs opposés aux pétales supérieurs. Ces derniers avortent de bonne heure. Sur les trois étamines externes, une seule, la supérieure, arrive à maturité. Il donne ensuite l'organogénie du gynécée, dans lequel il ne reconnaît qu'un seul style et un seul stigmat.

Comme le fait justement remarquer M. Van Tieghem (1), il est tout à fait singulier de voir cet auteur arriver avec de semblables données aux conclusions suivantes : « La fleur des Orchidées est « construite comme celle des Amaryllidées. Son périanthe est « double, ses étamines sont disposées sur deux verticilles, les « mamelons carpellaires sont au nombre de trois superposés aux « divisions du périanthe externe ; mais tandis que chez les Amaryllidées toutes ces parties se développent régulièrement, chez « les Orchidées cinq étamines avortent sur six, et des trois mamelons carpellaires un seul s'allonge en style. »

Avant même d'entrer dans la discussion des différentes hypothèses que je relate ici, je crois devoir signaler le manque de logique de ce dernier auteur, qui ne trouve que cinq étamines dans le bouton et qui en reconnaît six à la fleur adulte.

En 1862, M. Charles Darwin (2) déclare être arrivé aux résultats suivants en étudiant le parcours des faisceaux fibro-vasculaires dans la fleur au moyen de coupes longitudinales et de quelques coupes transversales : « Nous voyons donc qu'une fleur « d'Orchidée se compose de cinq parties simples qui sont, trois « sépales, deux pétales, et deux parties composées, la colonne et

(1) Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. 1871, p. 143.

(2) Fécondation des Orchidées par les insectes, traduction Rérolle, p. 280, 1870. Gérard.

« le labellum. La colonne, formée de trois carpell et générale-  
« ment de quatre étamines, le tout complètement soudé ; le  
« labellum est formé d'un pétale et de deux étamines pétaloïdes  
« du verticille externe avec soudure également parfaite. »

Enfin en 1871, M. Van Tieghem (1), en s'appuyant sur la marche des faisceaux, dit avoir retrouvé chez les Orchidées les six étamines des Monocotylédones typiques, mais celle qui est opposée au labelle n'est représentée que par des faisceaux trop grêles et trop isolés pour que l'organogénie ait pu constater l'apparition du mamelon correspondant. Les faisceaux appartenant aux étamines latérales se soudent deux à deux et se rendent aux staminodes. La marche du faisceau se rendant à l'étamine fertile est seule normale.

Chez les Cyripédiées l'étamine opposée au labelle manquerait complètement, les deux latérales voisines ne seraient représentées que par des faisceaux courts et grêles. Chez le *Listera ovata*, cinq étamines sur six seraient réduites comme les précédentes.

Comme conclusion de ce travail : On peut trouver cinq étamines dans le gynostème de la majorité des Orchidées ; trois chez les Cyripédiées, une seule chez le *Listera*. Dans ce dernier cas, l'auteur ne se prononce pas sur la présence des staminodes. Il admet avec doute un quatrième type pour les *Uropedium*, qu'il dit n'avoir pu étudier. S'en rapportant à la description incomplète (2) que donne la généralité des auteurs, il tombe dans une erreur qu'on ne peut lui imputer entièrement. Je n'insiste sur ce point que pour éviter, à l'avenir, de nouvelles méprises.

Dans cet exposé, j'ai négligé à dessein de parler de l'organe femelle, tous les auteurs étant d'accord pour le reconnaître comme formé par trois feuilles carpellaires.

(1) Loc. cit.

(2) Brongniart qui a décrit avec soin dans les *Annales des sciences naturelles*, 1849, 12<sup>e</sup> volume, la fleur de l'*Uropedium Lindenii* signale trois étamines fertiles opposées aux pièces de la corolle et un staminode occupant la même position que celui des *Cypripedium*.

Lindley seul n'est pas de cet avis (1). Désireux d'expliquer débiscence du fruit en six valves, il trouve six pièces à l'ovaire trois d'entre elles, opposées aux pièces de la corolle, seraient placetifères, dépourvues de style et de stigmate; les trois autres alternant avec les premières ne porteraient pas d'ovules, mais posséderaient un style et un stigmate. En se séparant à la maturité du fruit, les six carpelles formeraient les six valves.

Il est bon d'ajouter que personne ne voulut suivre Lindley dans cette voie. Il fut même très-vivement combattu par R. Brown dans son ouvrage sur la fécondation des Orchidées et des Asclépiadées.

Il serait long et fastidieux de rapporter toutes les assertions avancées sur la présence et la position des styles et des stigmates. La discussion se bornant à une série d'affirmations et de négations manque d'intérêt. Je reviendrai du reste sur ces organes, et déjà dans la première partie de ce travail, anticipant les conclusions, j'ai exposé le résultat de mes recherches sur ce sujet, résultat confirmant entièrement celui qui avait été donné par M. Van Tieghem dans son anatomie de la fleur.

En résumé, nous trouvons plus d'hypothèses que d'auteurs. La nature des pièces de la corolle, le nombre et la disposition des étamines, la présence ou l'absence des styles et des stigmates sont autant de questions en litige.

## II

Comme nous venons de le montrer, tous les modes d'investigations ont été employés. Les différentes opinions sont fondées, les unes sur la morphologie ou l'organogénie de la fleur, les

(1) 1° *Genera and species of Orchidaceous plants*; 2° *Prefatory remarks: Illustrations of Orchidaceous plants*, by F. Bauer.

autres sur l'étude de monstruosités, d'autres enfin sur l'anatomie.

Quelle marche suivrons-nous, à notre tour, pour arriver à résoudre le problème ?

La morphologie rendra des services, mais ne peut être employée seule. En raison de l'irrégularité spéciale de la fleur, il est difficile de trouver des termes de comparaison convenables dans les groupes les plus voisins ; en second lieu, la production de nombreux appendices dont la nature ne peut être déterminée par la seule inspection extérieure en compliquant la structure de la fleur vient diminuer les chances de succès.

Je suis persuadé que beaucoup de ces productions qui ont reçu le nom de staminodes n'en sont point, comme aussi j'ai trouvé ces organes chez des végétaux (*Phajus*, *Cymbidium*) chez lesquels on ne les avait pas reconnus jusqu'à présent (1). Avant moi, L.-C. Richard (2) avait attiré l'attention des botanistes sur ce sujet, en faisant remarquer que certains appendices du stigmate peuvent être pris pour des staminodes.

On ne peut compter, pour l'accomplissement d'un travail de cette nature, sur la production de formations tératologiques qu'on ne peut faire naître à volonté. Lorsque le hasard permet l'observation de ces cas il est bon d'en profiter, mais ils se produisent rarement, et cette ressource fait souvent défaut.

Les différences que j'ai trouvées entre les résultats fournis par Payer, d'après l'organogénie du *Calanthe veratrifolia*, comparés à ceux tout différents que j'ai obtenus de la fleur adulte m'a fait prendre en suspicion le pouvoir de l'organogénie dans le cas présent. J'ai donc négligé dans ce travail ce mode d'investigation qui ne serait pas pourtant dépourvu de tout intérêt si on l'appliquait à la vérification des résultats fournis par les autres moyens.

Vient, en dernier lieu, l'anatomie. C'est à ce mode d'investigation que je me suis borné presque exclusivement.

(1) Eichler. Blütendiagramme, Orchidées.

(2) De Orchideis Europaeis annotationes.

En suivant cette voie, il était naturel de chercher d'abord s'il n'existait entre les pièces dont la nature est contestée des différences de structure telles que leur assimilation à tel ou tel organe fût par cela seul permise ou totalement impossible. Mes recherches dans ce sens n'ont donné aucun résultat. D'une façon générale, le tissu de la fleur est homogène. Il est formé par du parenchyme arrondi sillonné par des faisceaux fibro-vasculaires. Il est le même dans la paroi de l'ovaire, les pièces de périanthe, le gynostème, les staminodes.

J'ai donc dû chercher un autre point d'appui.

Frappé par la disposition constante des faisceaux fibro-vasculaires tant dans les fleurs des monocotylédones que dans celles des dicotylédones (1), j'ai pensé pouvoir compter sur elle et, je crois, avec juste raison.

Les Orchidées étant manifestement des monotylédones doivent présenter le type monocotylédone, sauf pourtant les anomalies causées par leur irrégularité.

(1) M. Van Tieghem a amplement démontré ce fait dans son anatomie comparée de la fleur. L'étude de la marche des faisceaux dans de nombreux exemples pris, pour ainsi dire au hasard, m'a tellement convaincu de cette similitude de structure que je suis persuadé que l'on pourrait regarder comme une loi l'énoncé suivant : on trouve dans la partie centrale de la fleur autant de faisceaux ou de groupes de faisceaux que cette fleur contient de pièces. Ces faisceaux sont rangés sur plusieurs cercles concentriques. Ceux des pièces opposées sont également opposés entre eux, ceux des pièces les plus internes sont aussi les plus rapprochés du centre.

Cette disposition générale est souvent voilée par la soudure en une seule masse des faisceaux opposés. Cette confusion peut exister sur un trajet plus ou moins long.

A la dernière limite les faisceaux ne s'affranchissent qu'aux points où les organes auxquels ils correspondent se différencient.

La confusion va plus loin encore lorsqu'une feuille florale semble s'insérer sur une autre feuille florale. La séparation des deux systèmes vasculaires peut n'avoir lieu alors qu'au point de séparation de l'organe interne (étamines des Primulacées). C'est l'interprétation de cette dernière disposition qui a fait dire à M. Van Tieghem (*Ann. scien. natur.*, 5<sup>e</sup> série, t. IX, p. 137) : « Il existe des organes appendiculaires doubles qui naissent de l'axe sous forme de faisceaux simples et qui se divisent à une certaine distance du point d'émergence en deux appendices simples superposés l'un à l'autre et anatomiquement insérés l'un sur l'autre. »

Envisageant ainsi les choses, il m'a semblé que le problème pouvait alors s'énoncer. Rechercher dans la marche des faisceaux : 1° les points communs aux Orchidées et aux plantes monocotylédones ; 2° les points différentiels, s'ils existent.

Ce premier travail achevé, il sera juste d'assigner la même nature aux pièces qui seront vascularisées de la même façon dans les deux groupes. Ayant ainsi procédé par élimination, nous n'aurons plus qu'à nous occuper, s'il y a lieu, des organes qui reçoivent des faisceaux anormaux.

Pour posséder un point de comparaison sûr, j'ai commencé par étudier un ou plusieurs types de chacune des familles monocotylédones à ovaire infère (considérées comme les plus voisines des Orchidées) soit : les Amarillydées (*Narcissus pseudo narcissus*, *Hyppastrum carinum*), les Broméliacées (*Billbergia libonia* et *pallens*), les Musacées (*Heliconia metallica*) (1) ; les Iridées (*Iris germanica* et *florentina*, *Moræa chinensis*) ; négligeant avec intention les Cannées et les Zingibéracées en raison de leur irrégularité.

Laissant de côté les détails qui ne présentent pas d'intérêt pour notre travail, je passerai immédiatement aux résultats très-simples fournis par cette première étude, résultats qui peuvent être exposés en quelques lignes.

Typiquement, la fleur des monocotylédones à ovaire infère doit présenter dans la partie ovariennne quatre cercles concentriques de faisceaux.

Le premier, plus rapproché du centre, contient six faisceaux placés deux par deux dans la substance des placentas, ils se divisent et se terminent dans les ovules ; le second n'en renferme que trois placés dans la paroi externe des loges et dans la portion médiane de ces parois. Ces faisceaux représentent les nervures médianes des feuilles carpellaires et sont par cela opposés aux pièces du calyce, ils se terminent dans les stigmates ; le troisième cercle est formé par les six faisceaux staminaux, trois

(1) J'ai emprunté pour cette fleur la description de M. Van Tieghem.



d'entre eux alternent avec les faisceaux du second groupe, trois leur sont opposés ; enfin le quatrième groupe présente six faisceaux opposés aux précédents, ils se perdent dans les pièces du périanthe.

Ce type est peut-être idéal pour les fleurs à ovaire infère, je ne l'ai jamais rencontré. Le plus souvent la structure se simplifie par la soudure et la fusion totale des faisceaux opposés. La coalescence des faisceaux du périanthe et des faisceaux staminaux existe toujours sur la plus grande partie du trajet de l'ovaire (1), généralement la séparation ne se fait qu'au sommet de cet organe. La fusion des trois faisceaux opposés à la même nervure médiane des carpelles s'observe aussi fréquemment, mais la séparation des faisceaux ovariens se fait toujours plus bas que celle des faisceaux calycinaux et staminaux. Ces derniers demeurent unis et cheminent encore quelque temps confondus après cette première disjonction.

Aussitôt après leur séparation, ces vaisseaux se placent en opposition sur un même rayon. On dit alors que ces vaisseaux proviennent de division radiale par opposition à la division latérale ou tangentielle qui se produit chaque fois que les branches se disposent côte à côte sur une même circonférence.

Cette connaissance est de la plus haute importance, elle nous rendra plus tard de fort grands services.

Par contre, la structure semble se compliquer parfois par l'addition de faisceaux, très-nombreux en certains cas, formant un cinquième système plus externe que les précédents. Ceux d'entre eux qui sont plus rapprochés des faisceaux du quatrième groupe se soudent avec eux, puis s'en séparent après un certain parcours. Les mêmes faisceaux peuvent présenter ainsi plusieurs anastomoses et plusieurs scissions sur le trajet de l'ovaire. Ils

(1) La soudure de ces faisceaux s'observe du reste dans le règne végétal entier aussi bien chez les plantes à ovaire infère que chez celles à ovaire supère, monocotylédons ou dicotylédons. Lorsque l'ovaire est supère, la scission se produit sur le trajet des faisceaux du périanthe, de l'axe aux parties dans lesquelles ils se perdent.

sont rangés plus ou moins régulièrement sur un ou plusieurs cercles selon leur nombre. Tous se terminent dans le périanthe.

Cette structure s'applique exactement aux Amaryllidées, aux Broméliacées et même aux Musacées (1), bien que cette dernière famille ne possède que cinq étamines fertiles.

Les Iridées ne se séparent des familles précédentes que par l'absence des faisceaux staminaux opposés aux pièces de la corolle.

M. Van Tieghem, il est vrai, n'est pas de cet avis. Cet auteur a représenté et signalé chez l'*Iris chamæiris* et le *Crocus vernus* (1) de petits faisceaux à trachées disposées en dehors et provenant de la division radiale des faisceaux correspondant aux pièces de la corolle. « Ces faisceaux, dit-il, représentent l'étamine superposée au pétale, mais leur orientation anormale annonce leur stérilité... Nous les voyons en effet se perdre bientôt... »

J'ai pu laisser échapper ces faisceaux (qui du reste sont très-courts au dire même de M. Van Tieghem) en étudiant les *Iris germanica* et *florentina*, mais les ayant recherché avec le plus grand soin chez le *Moræa chinensis*, je n'ai pu les retrouver. Je me crois donc autorisé, sinon à refuser 6 étamines aux Iridées, à prendre tout au moins le *Moræa chinensis* comme type de monocotylédones ne possédant que trois étamines opposées aux pièces du calyce.

Je suis ici parfaitement d'accord avec l'organogénie.

### III

Si, nous appuyant sur ces données préliminaires nous cherchons à connaître l'anatomie de la fleur des Orchidées, nous se-

(1) M. Van Tieghem a trouvé le faisceau staminal correspondant à l'étamine absente très-nettement indiqué chez l'*Heliconia metallica*. Anatomie comparée de la fleur, p. 128.

(2) Loc. cit. Iridées, p. 123, fig. 153 à 157.

rons très-rapidement convaincus de ce fait que l'on peut regarder ces fleurs comme formées de deux parties très-distinctes; l'une, inférieure, comprenant la presque totalité de l'ovaire, la seconde superposée à la première et formée par le sommet de cet organe, le périanthe et le gynostème.

La première portion, d'une étendue très-variable selon les genres se termine au point où les faisceaux styloires et staminaux se séparent des faisceaux médians des pièces du périanthe. Son étude est sans intérêt; elle n'apporte aucun fait qui puisse servir à éclairer la question. Sa structure est en somme celle de la partie correspondante de l'ovaire des monocotylédones que nous avons pris pour types. Le seul point différentiel consiste dans le peu de développement que prennent les faisceaux placentaires; on n'en trouve généralement qu'un par placenta. Ils manquent parfois complètement (*Vanda tricolor*, *Ophrys apifera*, *Catasetum tridentatum*; chez les Cyripédiées au contraire ils sont très-nombreux.

Toujours très-réduits ces faisceaux ne présentent qu'un très petit nombre de trachées (une, deux, rarement trois). Ils ne se prolongent jamais jusqu'à l'extrémité des placentas, n'ont aucune communication directe avec les ovules, bien que dans certains cas (*Epipactis latifolia*) on trouve une file de cellules allongées formant un tissu conducteur dans chaque corne placentaire sans pourtant que ces cellules parviennent jusqu'aux ovules.

L'étude de la partie supérieure de la fleur est au contraire de la plus haute importance.

C'est dans cette partie, avons-nous vu, que chez les monocotylédones types se faisait la séparation des faisceaux, confondus plus bas, et leur différenciation en f. staminaux, styloires, etc., etc.

Chez les Orchidées on ne voit pas naître à la même hauteur tous les faisceaux d'un même système; le lieu de séparation varie avec les genres, elle se fait sur un plan incliné allant du casque vers le labelle. Généralement les faisceaux styloires partent les premiers; les faisceaux des étamines ne se séparent de ceux du périanthe qu'au moment où ces derniers sont arrivés à desti-

nation. Cependant, contrairement à cette règle, on observe fréquemment la soudure des faisceaux du style et de l'étamine opposée au casque et cela jusqu'à la hauteur du rostelle. Mais ces faits bien qu'anormaux ne présentent qu'un intérêt secondaire auprès des suivants.

Jamais (du moins dans les exemples que j'ai étudiés) on ne retrouve les six faisceaux staminaux des Amaryllidées; le plus souvent on ne trouve que trois de ces faisceaux et leur origine peut être différente : ils prennent naissance tantôt sur les faisceaux médians des pièces du calyce, tantôt sur ceux de la corolle; la présence de cinq étamines est rarement indiquée, plus souvent on n'en rencontre qu'une. Parmi les faisceaux, les uns se rendront à des étamines fertiles, les autres à des staminodes.

Enfin deux des faisceaux du style peuvent manquer; ces derniers sont du reste toujours très-inégaux en raison de l'inégalité des pièces auxquelles ils se rendent, fait sur lequel j'ai insisté plus haut.

En résumé nous nous trouvons en présence d'un certain nombre de cas, différant considérablement entre eux de prime abord. Nous devons les étudier avec quelques détails afin de nous assurer s'il n'existerait pas entre eux quelques liens qui permettraient de trouver une formule générale exprimant la composition de la fleur des Orchidées, ou faute de ces liens, établir les types définitifs dans lesquels devront rentrer les divers membres de cette famille.

Je prendrai une à une les tribus établies par Lindley et montrerai successivement les diverses manières d'être que j'ai rencontrées dans chacune d'elles.

#### MALAXIDÉES.

*Dendrobium Pierardi*. — Chez ce végétal nous ne trouvons trace que de trois étamines.

Au sommet de l'ovaire les faisceaux opposés aux pièces du calyce donnent naissance chacun à trois branches qui se disposent radialement. Les faisceaux externes se rendent au périanthe, ceux du milieu aux étamines, les internes au style.

Mais il est à remarquer que les faisceaux staminaux opposés aux pièces latérales ont leur bois tourné vers l'extérieur. Cette orientation anormale des faisceaux est, d'après M. Van Tieghem (1), un indice certain de la stérilité des pièces auxquelles ils se rendent. Ces faisceaux se terminent en effet dans les staminodes.

Les faisceaux opposés aux pièces de la corolle ne donnent point de branches radiales, ils se rendent entièrement dans le périanthe sans laisser la moindre trace des faisceaux staminaux qui chez les Amaryllidées sont opposés à ces pièces.

Nous trouvons donc ici, comme chez les *Moræa*, un seul cycle d'étamines correspondant au cycle externe des monocotylédones à six étamines, mais ici deux d'entre elles (les supérieures) sont stériles.

Cette structure a été confirmée par l'observation de Falconer (2) de fleurs à trois étamines fertiles chez le *Dendrobium normale*, étamines opposées aux pièces du calyce.

Il peut sembler étonnant au premier abord de me voir appliquer des faits observés sur une espèce à une autre espèce. A cela je répondrai que je crois y être autorisé par ce fait que je n'ai jamais pu trouver de différences anatomiques sensibles dans la structure de deux espèces appartenant à un même genre, et je suis dès lors convaincu que ce qui est vrai pour l'un l'est constamment pour l'autre.

A un autre point de vue l'observation de Falconer me paraît aussi concluante, car il me semble inadmissible que, lorsque par un effort de la nature un organe supplémentaire doit se produire et qu'il existe déjà dans l'être des parties déjà ébauchées, la vie

(1) Loc. cit., p. 116 et 144. J'ajouterai que cette manière de voir me semble juste et que les exceptions que j'ai rencontrées la confirment pleinement.

(2) Eichler. Loc. cit.

ne se porte pas dans ces pièces inachevées pour les amener à leur développement complet plutôt que de former de toutes pièces un organe nouveau.

La disposition des étamines du *Dendrobium Pierardi* a été vue et représentée (1) par M. Van Tieghem, mais cet auteur semble la méconnaître lorsqu'il assimile dans ses résultats généraux (2) les *Dendrobium aux Phajus* qui d'après lui-même possèdent une structure différente.

Ce végétal ne peut donc rentrer dans le premier groupe de cet auteur : groupe dont le *Phajus Wallichii* est le type et qui comprendrait la majorité des Orchidées. Son caractère étant de présenter cinq étamines dont une seule fertile.

#### ÉPIDENDRÉES.

J'ai trouvé dans cette division deux types bien définis, très-différents entre eux et un cas où il m'a été impossible de me prononcer.

La première manière d'être se rencontre chez les *Epidendrum* (*Epidendrum fragans*, etc.) les *Elleanthus* ou *Isochilus* (*Elleanthus lancifolius*). Dans ces végétaux trois étamines sont nettement indiquées. Les faisceaux qui les représentent naissent de la division des faisceaux opposés aux pièces du calyce : en un mot, nous retrouvons la disposition observée chez le *Dendrobium Pierardi*.

Les faisceaux opposés aux pièces de la corolle se rendent dans le périanthe sans donner de branches radiales.

Chez les *Isochilus* où le périanthe est régulier, chacune des branches destinées à cette portion de la fleur se rend entièrement

(1) Loc. cit., p. 234. En parlant d'une des branches qui se rendent aux staminodes il s'exprime ainsi : « Il ne paraît pas que le pétale ait concouru à sa formation, » fig. 207.

(2) Loc. cit., p. 140.

et directement dans la pièce qui lui est opposée. Il n'en est pas de même chez les *Epidendrum* où le labelle prend un développement beaucoup plus sensible que les deux pièces voisines du calyce.

Les faisceaux destinés à ces sépales supérieurs se divisent latéralement avant de pénétrer dans ces pièces et les branches latérales qui avoisinent le labelle se détournent et vont se rendre dans cet organe qui se trouve ainsi avoir emprunté une partie de son système vasculaire.

Cette remarque est très-importante. Elle me servira plus loin à combattre l'opinion de M. Darwin sur la composition de la fleur des Orchidées.

Un autre fait particulier aux *Epidendrum* est l'orientation presque normale des faisceaux propres aux staminodes. Ils sont à peu près tournés vers le centre de la fleur; on aurait dans cette orientation l'explication de la production de cas fréquents dans ce genre, où trois étamines fertiles sont représentées. L'on comprendrait aussi facilement comment cet *Epidendrum* du Brésil signalé par Fritz Muller (1) peut présenter un type monandre et une variété triandre.

M. Van Tieghem place encore les *Epidendrum* à côté des *Phajus*, je ne puis admettre cette manière de voir.

Le second cas a été observé dans le genre *Phajus* (*P. Walichii*, *P. Longifolius*). La coupe du gynostème de ces végétaux ne montre que trois faisceaux staminaux comme précédemment. Un de ces faisceaux orienté normalement et opposé au casque se rend à l'étamine fertile, les deux autres anormaux se terminent dans les staminodes à la hauteur du rostelle. D'après M. Van Tieghem ces faisceaux seraient formés par la fusion, deux à deux, des 4 branches qui devaient se rendre dans les étamines latérales. L'anatomie paraît donner raison à cette manière de voir qui ne doit être pourtant acceptée qu'avec doute bien que vraisemblable.

Tandis que le faisceau inférieur (opposé au casque) se comporte

(1) Bot. Zeitung, 1870, n° 10.

normalement, donnant naissance dès la base de l'ovaire à la branche du style correspondant, puis plus haut à celle de l'étamine fertile, les faisceaux opposés aux ailes après avoir fourni les deux autres f. stylaires gagnent le sommet de l'ovaire sans se bifurquer comme leur similaire, mais là ils envoient un rameau latéral qui va se souder avec un rameau semblable, venant à sa rencontre et issu des faisceaux opposés aux pièces du manteau. Aux points de rencontre naissent les faisceaux qui se rendent aux staminodes.

Ici, comme dans les cas précédents, il n'y a aucune trace de l'étamine opposée au labelle et je puis le dire ici une fois pour toutes je ne l'ai jamais rencontrée.

En admettant la nature complexe de leurs staminodes, les *Phajus* nous présenteraient cinq étamines dont une seule fertile.

Le genre *Catleya* présente dans sa structure un nombre de faisceaux considérable. En raison de la confusion qui résultait de cette multiplicité il m'a été impossible de m'éclairer d'une façon certaine sur l'origine des faisceaux se rendant aux staminodes. Ne voulant donner de résultats dont je ne pourrais garantir l'exactitude je garderai la réserve sur ce point, mais il m'est possible d'affirmer la présence de trois étamines simples, car je n'ai pu observer dans ce cas la fusion que j'ai signalée chez les *Phajus*.

#### VANDÉES.

Chez les Vandées trois dispositions différentes des étamines : deux que nous connaissons déjà et dont les *Dendrobium* et les *Phajus* nous ont présenté les premiers exemples, la troisième nouvelle et dont l'*Aerides odorata* sera le type.

Le cas de trois faisceaux staminaux naissant de la division des masses opposées aux pièces du calyce se rencontre chez les *Vanda*



(*V. Suavis*, *V. tricolor*), les *Oncidium* (*O. Volubile*), les *Zygopetalum* (*Z. Mackai*), les *Cymbidium* (*C. Eburneum*).

Dans tous ces genres les faisceaux des staminodes naissent des faisceaux latéraux supérieurs et ont leur bois tourné vers l'extérieur.

Je n'ajouterai à cette description sommaire que quelques remarques sur les *Vanda*. Chez ces végétaux les faisceaux opposés aux pièces inférieures du calyce se comportent exactement comme leurs similaires chez les *Epidendrum*, c'est-à-dire qu'ils disparaissent en partie après division latérale dans la substance du labelle. Mais il est bon d'ajouter que les faisceaux destinés aux pièces du manteau se perdent également en partie, après division latérale, dans le casque.

Les *Brassia* (*B. verrucosa*), nous rappellent les *Phajus*. Les faisceaux des staminodes naissent de l'intersection de branches partant les unes des groupes calycinaux impairs, les autres des masses corollaires symétriques. Nous aurions donc ici, d'après M. Van Tieghem, la représentation des cinq étamines inférieures des *Amaryllidées*.

La nouvelle organisation s'observe chez les *Aerides* (*A. odorata*) et chez les *Calanthe* (*C. veratrifolia*). Ces végétaux ne présentent que trois étamines, mais la disposition de ces organes est tout autre que celle de ces parties chez les *Dendrobium*.

En effet, elles proviennent des trois groupes inférieurs. Les faisceaux du groupe supérieur se perdent entièrement dans le labelle. Ceux des pièces calycinales adjacentes à cet organe après s'être divisés *radialement* pour former les deux faisceaux stylaires latéraux, se divisent *tangentiellement* et se rendent partie au labelle, partie dans les pièces auxquelles ils devaient typiquement se rendre en entier. Les masses opposées aux pièces du manteau se divisent radialement au sommet de l'ovaire et tandis que la branche externe ainsi formée se rend au périanthe, le rameau interne prend une direction verticale et va se terminer sur les bords du clinandre. Ces faisceaux indiquent bien la présence de trois étamines chez ces végétaux. La masse inférieure se com-

porte normalement. Elle donne les branches qui se rendent au style, à l'étamine fertile et au casque.

Il est bon de faire remarquer ici que l'anatomie ne fournit pas les mêmes résultats que l'organogénie. En effet, Payer (1) décrit la formation de cinq mamelons staminaux chez le *Calanthe ve-ratrifolia*. D'après lui, les deux mamelons latéraux inférieurs disparaîtraient de bonne heure. Les deux latéraux supérieurs persisteraient plus longtemps et donneraient par conséquent naissance aux staminodes. Si ce fait était exact, il en résulterait que les trois étamines du *Calanthe* auraient la même origine que celles des *Dendrobium* et des *Epidendrum*, ce que l'anatomie ne confirme pas.

Probablement le *Catasetum tridentatum* rentre dans ce groupe, mais je n'affirmerai rien au sujet de cette plante en raison du nombre considérable de faisceaux qui sillonnent la fleur; le gynostème n'en présente pas moins de cinquante à sa base. A la partie supérieure de cet organe, on en rencontre encore neuf disposés en croissant. Le médian se rend à l'étamine fertile, les autres se perdent successivement dans la masse du gynostème.

J'ai également cherché sur différents *Maxillaria* (*M. tenuifolia*, *variabilis*, *acropurpurea*) à trouver l'origine des faisceaux des staminodes dans ce genre. Bien que ces fleurs fussent de dimensions assez restreintes, la confusion qui résultait du grand nombre de faisceaux qui formaient chaque groupe m'a interdit d'arriver à aucun résultat, même douteux comme celui que j'ai obtenu avec le *Catasetum*.

#### OPHRYDÉES

Les Ophrydées nous présentent encore une nouvelle disposition. L'étude de la marche des faisceaux n'indique plus que la présence

(1) Loc. cit., p. 143.

d'une seule étamine et cela dans tous les genres qui constituent ce groupe, aussi bien chez les *Orchis* que chez les *Ophrys*, *Platanthera*, *Gymnadenia*, *Serapias* et *Loroglossum*.

Dans tous ces genres, outre les faisceaux placentaires (lorsqu'ils existent), l'ovaire ne présente que six gros faisceaux, trois opposés aux pièces du calyce, trois opposés aux pièces de la corolle. Parmi les trois premiers, le supérieur se trifurque au sommet de l'ovaire et les trois branches s'étant disposées radialement, l'interne se rend au rostelle, la médiane à l'étamine fertile, l'externe au casque; souvent aussi les deux internes restent soudées jusqu'à la hauteur du rostelle. Les deux autres faisceaux opposés aux ailes subissent au sommet de l'ovaire une première division radiale (elle ne se produit pas cependant chez les *Serapias ovata*, *Ophrys myodes* et *apifera*) pour donner naissance d'un côté aux faisceaux des styles latéraux, de l'autre à ceux des ailes; avant d'arriver à destination ces derniers se divisent à leur tour, mais latéralement cette fois, et une des branches ainsi formée se rend au labelle.

Ce sont ces rameaux détournés de leur parcours que M. Darwin regarde comme appartenant aux étamines opposées aux pièces supérieures du calyce, étamines qui d'après lui, n'existeraient pas autrement (chez les Orchidées) que soudées au labelle. Ce n'est pas ici le lieu de discuter cette opinion; je le ferai bientôt. Je me contente ici de signaler les faits.

#### ARÉTHUSÉES

Le *Cephalanthera grandiflora* que j'ai étudié, présente exactement dans sa partie supérieure la même structure que les Ophrydées, c'est-à-dire un seul faisceau staminal, trois faisceaux stylaires.

M. Darwin n'est pourtant pas de cet avis. Il dit avoir trouvé dans cette plante un second faisceau staminal opposé au la-

belle (1). Je n'ai pu retrouver ce faisceau bien que je l'aie cherché avec le plus grand soin. D'un autre côté, il nie l'existence du faisceau stylaire opposé au casque, et il s'appuie sur cette absence pour expliquer le manque de rostellum dans cette plante. Ce faisceau ne manque pas, il est parfaitement déterminé dès la base du gynostème. Si cet organe présente quatre faisceaux, un seul est staminal, les trois autres appartiennent à l'organe femelle. Ils sont disposés deux à deux sur les côtés larges du canal stylaire, le faisceau staminal et le faisceau stylaire impair placés radialement, d'un côté: de l'autre, les deux stylaires supérieurs rangés sur la même ligne transversale. Si le dire de M. Darwin était juste, la disposition des faisceaux devrait être la suivante: d'un côté le faisceau staminal fertile, de l'autre les deux stylaires et alternant avec eux la branche staminale stérile, ce qui n'est pas.

#### NÉOTTIÉES

Les *Listera ovata*, *Neottia nidus avis*, *Epipactis latifolia*, présentent exactement la même structure que les *Ophrydées* et le *Cephalanthera grandiflora*. Je ne renouvellerai pas cette description.

Au premier abord l'*Epipactis latifolia* présente, en partie, la structure que M. Darwin attribue au *Cephalanthera grandiflora*, la branche qui se rend ordinairement au rostelle semble manquer. La coupe du gynostème ne présente que trois faisceaux. Mais cette prétendue anomalie qui pourrait donner lieu aussi à quelque interprétation fautive s'explique, lorsque l'on voit à la hauteur du rostelle le faisceau inférieur se diviser radialement et la branche interne se comporter comme sa similaire chez les autres *Orchidées*.

(1) Loc. cit., p. 282, 284, 286.

Ce fait que j'ai déjà signalé montre amplement la nécessité où l'on est lorsque l'on prend la disposition des faisceaux comme point d'appui, de suivre ces faisceaux depuis leur origine jusqu'à leur perte; il montre aussi à quelles méprises peuvent conduire des coupes faites çà et là et pour ainsi dire au hasard à travers les organes étudiés.

#### CYPRIPÉDIÉES

La fleur des *Cypripedium* semble être la mieux connue entre toutes celles des Orchidées. L'accord est presque complet entre les nombreux auteurs qui ont étudié ces végétaux. La grande majorité (1) leur reconnaît deux étamines fertiles opposées aux pièces latérales de la corolle, un staminode placé en regard du casque. L'anatomie confirme pleinement les résultats fournis par la morphologie, les faisceaux des étamines fertiles prennent naissance sur les groupes latéraux inférieurs; le système vasculaire du staminode sort de la masse inférieure. Les groupes supérieurs et latéraux-supérieurs ne donnent pas de trace de filets staminaux. Les étamines des *Cypripedium* ont donc exactement la même disposition que celles des *Aerides* et des *Calanthe* avec cette différence pourtant que les étamines fertiles chez les uns sont stériles chez les autres et réciproquement. D'une façon plus générale, le staminode des Cyripédiées occupe la place de l'unique étamine fertile des autres Orchidées.

Cette situation du staminode dans ce groupe a toujours grandement embarrassé les botanistes et les a constamment obligés à séparer complètement les Cyripédiées du reste de la famille. Au lieu de chercher l'explication de ce fait, tous se sont contentés de le signaler sans aller plus loin; ce point est pourtant de la dernière importance. Son étude et son explication nous fourni-

(1) Rob Brown fait seule exception, dans une de ses théories il voit ces trois étamines opposées-pétales; pour plus de détails voir plus haut.

ront le lien qui nous permettra de réunir les Orchidées en un faisceau consistant, ce qui n'a pu être fait jusqu'alors.

Tous les auteurs ont assigné la même valeur au staminode des *Cypripédiées* et à ceux des Orchidées qui n'appartiennent pas à cette tribu. Il n'en est rien pourtant. M. Van Tieghem lui-même s'est aussi égaré sur ce terrain, non-seulement en décrivant, mais aussi en représentant tournées vers l'extérieur les trachées du faisceau qui se rend à l'étamine stérile du *Cypripedium calceolus* (1). Ce fait n'est pas exact pour ce végétal et il ne l'est pas davantage pour les *Cypripedium barbatum*, *longifolium*, *villosum*. Dans ces quatre espèces l'orientation du faisceau du staminode est normale et par conséquent ne présente pas d'indice de stérilité.

Ce premier point établi, si d'un autre côté nous considérons ce staminode et le comparons à ces mêmes organes si nombreux dans la famille qui nous occupe, nous serons surpris du volume qu'il acquiert; nous n'aurons plus ni mamelon ni languette, mais une lame épaisse dont le volume dépasse de beaucoup celui des étamines fertiles, même celui des deux étamines réunies des *Cypripedium*.

Pour qu'une étamine passe à l'état de staminode il faut ou qu'elle ne reçoive pas la quantité de nourriture suffisante pour atteindre son développement complet (*Labiées*, *Géraniacées*, etc.), ou au contraire qu'elle en reçoive une provision trop grande. Dans ce second cas, elle s'accroît rapidement et prend généralement la forme pétaloïde. Cette transformation s'observe journellement dans les fleurs connues sous le nom de fleurs doubles.

Les staminodes des *Malaxidées*, *Vandées*, *Epidendrées*, etc., rentrent dans le premier cas, ils se forment par insuffisance d'alimentation.

La disposition des trachées, la forme, le volume du staminode des *Cypripedium*, sa position même ne me laissent aucun doute

(1) Loc. cit., p. 143, fig. 216 à 219.

pour attribuer sa formation à la seconde cause: l'excès d'alimentation.

Les staminodes des Orchidées n'ont donc pas toujours la même valeur, ce fait est trop évident pour qu'il me semble utile de le discuter plus longuement.

Il est de la dernière importance, car il nous montre que la séparation des Cyripédiées des autres Orchidées est beaucoup plus apparente que réelle, car leurs structures fort dissemblables au premier abord peuvent être facilement rapprochées puisqu'elles s'expliquent par un phénomène très-simple de nutrition.

En effet, chez la majorité des Orchidées, l'étamine supérieure manque complètement, les étamines latérales manquent également ou sont rudimentaires, enfin l'étamine supérieure est fertile. Nous observons donc une véritable gradation dans le développement des organes mâles. Le même fait se reproduit pour l'organe femelle dont les deux styles supérieurs sont beaucoup plus courts que l'inférieur. La nutrition des organes générateur est donc de plus en plus active au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la partie supérieure de la fleur.

Que voyons-nous maintenant chez les Cyripédiées si ce n'est une gradation semblable? Les étamines latérales, stériles ailleurs, reçoivent ici la quantité de matière nécessaire pour devenir fertiles. L'étamine inférieure, suffisamment nourrie et conséquemment fertile dans le reste de la famille, recevant forcément trop de matières passe à l'état pétaloïde.

Les Cyripédiées ne sont donc qu'un cas particulier des autres Orchidées.

A cette même tribu des Cyripédiées appartient le genre *Uropedium* décrit par Brongniart sur l'*U. Lindenii*. (1) Cette plante s'écarte de tout ce que nous avons vu par ces trois étamines fertiles oppositipétales, son staminode aussi développé que celui des *Cyripedium* et occupant la même position, son ovaire triloculaire, etc. Je n'ai pu faire l'anatomie de cette plante rare.

(1) Loc. cit.

Brongniart, dans le même travail, se demande si cette structure surprenante ne serait pas due à une formation monstrueuse chez un *Cypripedium*. Je ne puis me prononcer sur ce cas.

#### IV

Appliquant maintenant ces faits connus aux différentes hypothèses que nous avons relatées plus haut, nous verrons immédiatement qu'aucune de celles (His, Richard, Lindley) qui veulent expliquer l'irrégularité des Orchidées par la pétalisation d'une partie de leurs étamines, ne peut subsister.

Il a été clairement démontré que les pièces internes du périanthe ont exactement la même valeur que leurs similaires chez les *Amaryllidées*, *Iridées* et plus généralement chez les *Monocotylédones* à double périanthe. Elles appartiennent à la corolle et le cas de Ch. His sur lequel sont fondées la plupart de ces théories est simplement dû à une déformation tératologique et non à un retour d'un organe à sa destination première.

La théorie de M. Darwin qui se rapproche des précédentes (puisqu'il admet la pétalisation des étamines latérales supérieures et leur soudure au labelle) n'est pas soutenable davantage et pour plusieurs raisons.

Il part de ce principe, (1) d'autant plus trompeur qu'au premier abord il paraît vraisemblable, que la fleur des Orchidées présente quinze faisceaux, et qu'à chacun de ces faisceaux correspond un organe particulier soit : les six pièces du périanthe, six étamines et trois carpelles.

La première chose à faire, était de démontrer la présence de ces faisceaux (qu'il représente dans le diagramme qu'il donne à la page 279) ; mais il est forcé d'avouer bientôt que le faisceau cor-

(1) Voir pour tout ce qui suit l'ouvrage cité depuis la p. 276 jusqu'à la p. 292.



respondant à l'étamine opposée au labelle manque le plus souvent. Il l'a pourtant rencontré dit-il, chez les *Catasetum tridentatum* et *saccatum*, *Acropera luteola* et *Cephalanthera grandiflora*.

Je n'ai pu étudier le *Catasetum saccatum* et l'*Acropera luteola* mais je puis affirmer que ces faisceaux manquent chez les deux, autres plantes comme chez toutes les Orchidées. Je l'ai fait remarquer plus haut pour le *Cephalanthera* ; quant au *Catasetum tridentatum*, les nombreux faisceaux que l'on trouve dans le gynostème et qui semblent naître du groupe opposé au labelle n'en proviennent aucunement. Ils se forment sur les branches qui partent des groupes opposés aux ailes pour se rendre dans le labelle. D'après la similitude de structure que l'on observe chez tous les membres d'un même genre, il est fort probable que l'organisation du *C. saccatum* est la même que celle du *C. tridentatum*.

Le deuxième point qu'il aurait dû résoudre préalablement était de s'assurer de la valeur des différents faisceaux qu'il retrouvait dans sa fleur. Il ne s'est point préoccupé de savoir si les branches qu'il regarde comme appartenant aux étamines latérales externes et qui se rendent dans le labelle proviennent de division radiale ou tangentielle. Ce fait est pourtant de la dernière importance. Nous avons vu qu'aussitôt après leur naissance les faisceaux staminaux se placent immédiatement vis-à-vis des groupes dont ils proviennent et plus intérieurement ; en un mot ils tirent leur origine d'une division radiale.

Est-ce ainsi que se comportent les faisceaux qui nous occupent ? Point du tout. Ils se forment par division latérale et par conséquent n'ont aucun caractère de faisceaux staminaux.

Ce fait n'est pas sans le gêner pourtant lorsqu'il voit, chez les *Habenaria* et *Bonatea*, des faisceaux de formation semblable partir du groupe opposé au casque pour se rendre dans les pièces du manteau. Ce passage d'une portion des faisceaux destinés à une pièce du périanthe dans une autre pièce est beaucoup moins rare que ne le pense M. Darwin et n'est point propre aux *Habenaria* et *Bonatea*. Il se produit chaque fois qu'une pièce du pé-

rianthe prend un développement anormal et selon que ce développement, restant compris dans de certaines limites, rendra la pièce symétrique ou non, cet organe recevra des branches destinées à l'une ou à l'autre des feuilles florales voisines ou bien des deux à la fois. Dans le cas présent c'est ce qui se produit pour le labelle, mais ce fait est général et n'appartient pas aux Orchidées seules.

Un autre fait des plus palpables et qui m'a fait douter pour la première fois des résultats de M. Darwin, est la présence dans le gynostème de ces étamines qui, d'après cet auteur, devraient être unies au labelle et l'existence simultanée de ces faisceaux se rendant au labelle qui pour lui représenteraient les filets staminiaux. Pour expliquer cette structure, <sup>1</sup>il faudrait admettre le dédoublement des étamines latérales supérieures, ce qui n'est guère admissible.

Or, ce cas qui s'observe très-facilement chez les *Epidendrum* et les *Vanda* est celui qui se présente de beaucoup le plus souvent parmi les Orchidées exotiques. Pour arriver à ces résultats M. Darwin s'est surtout appuyé sur la structure de nos Orchidées indigènes et il admet que les deux mamelons (staminodes) latéraux représentent les étamines fertiles des *Cypripédiées* et par conséquent appartiennent au cycle interne.

Je ne suis pas de cet avis. Les staminodes des *Ophrydées*, *Néottiées* etc., appartiennent au cycle externe comme le démontrent les nombreuses observations de trois étamines fertiles dans ces groupes.

Lorsque ces organes se sont ainsi produits en nombre anormal deux cas se sont présentés : ou les étamines accidentelles alternaient avec les pièces du calyce, ou bien elles leur étaient opposées.

Dans le premier cas (1) elles provenaient toujours de la transformation des pièces du manteau ; le périanthe se trouvait alors réduit à quatre feuilles ; il y avait là de véritables formations tératologiques.

(1) *His. Ophrys arachnites*. Wydler. *Ophrys aranifera* (Archives de Botanique de Guillemin, 1833).

Dans le second cas (1) le périanthe restait hexaphyllé, mais s'il est vrai qu'alors il devenait parfois régulier (ce qui pourrait servir d'argument à M. Darwin), on l'a vu aussi souvent rester irrégulier (2). Quoi qu'il en soit, on assistait au retour de la fleur vers le type régulier et la position qu'affectaient alors les trois étamines fertiles démontre d'une façon absolue que les staminodes des Ophrydées, etc., représentent bien les étamines opposées aux pièces supérieures du calyce.

De ce que la régularité du périanthe s'observe parfois conjointement avec la présence de trois étamines fertiles, je ne pense pas que l'on puisse tirer d'autres conclusions que les suivantes : Il est incontestable que la formation du labelle entraîne la disparition ou la stérilité d'une partie des étamines chez les Orchidées. Cet organe n'agit pas en s'appropriant ces étamines, mais en absorbant dans son développement la plus grande partie des matières nutritives destinées non-seulement à ces étamines atrophiées mais aussi à toute la portion supérieure de la fleur, comme le prouve l'inégalité des styles. Selon l'activité de ce détournement les étamines voisines pourront disparaître complètement ou être réduites à leur filet ou même à l'état de simple mamelon. Mais que le labelle ne se produise pas ou que la plante placée dans des conditions spéciales d'absorption puisse faire équilibre à la perte causée par la production du labelle, alors les étamines rudimentaires deviendront fertiles et la fleur se rapprochera davantage du type monocotylédone.

J'ai signalé en passant les raisons qui rendent inacceptables les conclusions de Payer, je n'en recommencerai pas la critique et passerai immédiatement aux théories de R. Brown et de M. Van Tieghem, théories qui diffèrent complètement des précédentes en ce que leurs auteurs ne reconnaissent aucune connexion entre le périanthe et les étamines.

De tous les botanistes qui se sont intéressés au problème qui

(1) *Orchis latifolia* (Ach. Richard), *Platanthera bifolia* (Rob Brown), *Neottia nidus-avis* (Wydler).

(2) *Neottia nidus-avis* (Wydler).

Gérard.

nous occupe, Robert Brown est certainement celui qui s'est le plus rapproché de la vérité, je dirai plus, il l'a vue. Mais la fatale inspiration de vouloir constamment généraliser les résultats différents qu'il obtenait successivement, l'a empêché, par deux fois, de conduire à bonne fin son œuvre. S'il avait su combiner ses deux manières de voir, la question était en grande partie résolue, et il ne laissait que bien peu à faire.

On rencontre dans la famille les deux types qu'il admet dans sa première théorie. La description des *Cypripédiées* est irréprochable, mais il se trompe lorsqu'il donne comme générale l'organisation que nous n'avons rencontrée que chez les *Aerides* et les *Calanthe*.

Nous avons observé chez un grand nombre d'*Orchidées* la structure qu'il donne dans sa deuxième proposition comme celle de cette famille, savoir : trois étamines oppositisépales, mais on ne peut lui reconnaître le caractère de généralité que Brown lui impose. Il est dans l'erreur lorsque dans la même théorie il voit les trois étamines des *Cypripédiées* opposées aux pétales.

Je n'ajouterai que peu de choses à ce que j'ai dit plus haut sur les résultats obtenus par M. Van Tieghem. Servi par un fâcheux hasard, rencontrant chez les *Phajus* une structure qui n'avait jamais été signalée jusqu'alors, cet auteur a pensé avoir enfin résolu la question. J'ai montré que le cas des *Phajus* est assez rare puisque je ne l'ai trouvé qu'une seconde fois chez les *Brassia*.

La nature complexe des staminodes dans ces deux genres est admissible, mais je ne serai pas étonné le jour où de nouvelles recherches montreront dans certains genres les faisceaux des staminodes, prenant toujours naissance sur des branches transversales unissant les groupes latéraux-antérieurs aux groupes latéraux postérieurs, partant non plus du point de jonction, mais avant ce point, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, éloignant alors toute idée de confluence des étamines latérales. Alors la théorie de M. Van Tieghem ne sera plus soutenable et le cas des *Phajus* et des *Brassia* se présentera comme un cas douteux dans lequel il sera impossible de déterminer auquel des deux cycles appartiennent les staminodes.

V

En résumé, nous voyons la fleur des Orchidées se présenter avec un certain nombre de caractères communs à tous les genres. Ces caractères sont tirés du nombre des pièces du périanthe et de celles du gynécée. D'un autre côté, nous trouvons des différences très-grandes tant dans le nombre des étamines que dans leur disposition : nous avons rencontré cinq manières d'être différentes de l'androcée.

A chacune de ces dispositions correspondra forcément un diagramme particulier.

Mais ces cinq cas ne sont que des modifications apportées (1) aux types que nous avons admis chez les monocotylédones à ovaire infère : le *Narcissus pseudo-narcissus* et le *Moræa chinensis*.

En effet, n'avons-nous pas vu que l'étamine fertile et les deux staminodes des *Dendrobium*, *Epidendrum*, *Vanda* etc., occupaient la place des trois étamines fertiles des *Moræa*? N'ai-je pas démontré que chez les Neottiées, Ophrydées, les trois étamines indiquées correspondaient à ces mêmes organes chez les *Epidendrum*?

Nous pouvons donc rassembler les végétaux qui présentent l'organisation précédente dans un premier groupe caractérisé par la présence d'un seul cycle d'étamines opposées aux pièces du calyce.

Ce premier groupe présentera deux divisions : dans l'une et l'autre de ces divisions l'étamine inférieure sera seule fertile, mais tandis que dans la première les étamines latérales stériles seront représentées par leur filet (*Epidendrum*), dans l'autre elles seront réduites à un simple mamelon (*Orchis*).

1) Par l'influence du labelle s'appropriant en partie les matières nutritives destinées à la portion postérieure de la fleur.

Ce premier groupe, si j'en puis juger sur le nombre des plantes que j'ai étudiées, est beaucoup plus étendu que le second. La structure qui le caractérise a été trouvée dans vingt-et-un genres sur vingt-six qui ont été analysés.

Toutes les Orchidées ne rentrant pas dans cette première division dériveront du type *Narcissus*, elles présenteront deux cycles d'étamines, mais une partie de ces organes avortera constamment, les uns partiellement, les autres totalement. En aucun cas les six étamines ne seront indiquées, l'étamine supérieure faisant toujours défaut. Nous pouvons observer les cinq étamines supérieures ou les trois supérieures seulement. Dans le second cas nous pouvons avoir soit deux étamines fertiles soit une seule. Ces trois dispositions, que nous avons déjà longuement décrites, ont pour types 1° les *Phajus* 2° les *Cypripedium* 3° les *Aerides*.

Enfin pour conclure et nous résumer :

La fleur des Orchidées présente un *périanthe irrégulier à six divisions* disposées sur deux rangs. La pièce supérieure (appartenant au cycle interne) devient assez souvent inférieure par un mouvement de torsion de 180° que présente la partie inférieure de la fleur. Cette pièce prend généralement un développement considérable et pend à la façon d'une lèvre d'où le nom de *labelle* qui sert à le désigner. Les étamines soudées au style forment un organe central portant le nom de *gynostème*.

Le nombre de ces étamines est variable; elles sont groupées par cycle de trois. Tantôt on en rencontre un seul cycle (A), tantôt on en rencontre deux (B), mais dans les deux cas sous l'influence du labelle les étamines les plus rapprochées de cet organe disparaissent ou sont frappées de stérilité. De ces faits il résulte cinq manières d'être de ces organes qui seront sommairement indiquées par le tableau suivant :

A. La fleur ne présente qu'un cycle de trois étamines opposées aux pièces du calyce; l'étamine inférieure est seule fertile.

1° Les deux étamines latérales sont réduites à leur filet, un

petit mamelon indique seul l'anthère : *Epidendrum*, *Dendrobium*, *Vanda* etc.

2° Les deux étamines latérales ne sont représentées que par de petits mamelons (auricules de certains auteurs) : *Ophrydées*, *Néottiées*, *Cephalanthera* etc.

B. On trouve l'indication de deux cycles de trois étamines, mais l'étamine opposée au labelle manque constamment.

a). Les cinq étamines inférieures sont représentées (?)

3° L'inférieure seule est fertile ; les deux latérales de chaque côté s'unissent pour former le staminode : *Phajus*, *Brassia*.

b). Les trois étamines supérieures ont complètement disparu, les trois inférieures seules sont représentées.

4° L'inférieure seule, appartenant au cycle externe, est fertile, les deux latérales (du cycle interne) sont réduites à leur filet, l'anthèse non développée a la forme d'un mamelon : *Aerides*, *Calanthe*.

5° Les deux latérales du cycle interne sont fertiles ; l'inférieure est stérile, son filet est normal ; l'anthère par excès de nutrition prend dans ce cas la forme d'une lame aplatie très-développée : *Cypripedium*.

L'ovaire est infère, à trois carpelles, uniloculaire, à placentation pariétale ; les placentas sont bifides, les ovules anatropes ; le style unique, uni à l'androcée, formé par la soudure des trois styles. Les deux styles supérieurs moins développés que l'antérieur en raison de la proximité du labelle. Le stigmate est le plus souvent bilobé par la confluence des deux stigmates supérieurs.

Ayant atteint mon but, je m'arrêterai ici, me contentant d'indiquer les points essentiels qui permettront de construire les divers diagrammes destinés à représenter la composition des divers types que l'on observe dans la famille. Je renverrai à la première partie de ce travail pour la description des différentes modifications que peut subir chaque organe, modifications sur lesquelles je me suis assez étendu alors pour n'avoir point besoin d'y revenir.







## PREPARATIONS

---

1<sup>e</sup> Phosphate de soude cristallisé.

2<sup>e</sup> Vinaigre radical.

3<sup>e</sup> Morphine.

4<sup>e</sup> Cyanure de potassium.

5<sup>e</sup> Nitrate de mercure.

6<sup>e</sup> Sirop de lichen.

7<sup>e</sup> Extrait de genièvre.

8<sup>e</sup> Teinture d'aloès composée.

9<sup>e</sup> Emplâtre de savon.

10<sup>e</sup> Papier à cautères.





